MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL
D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE

Série B, Botanique

TOME XI

FASCICULE 2

R. SCHNELL

LE PROBLÈME DES HOMOLOGIES PHYTOGÉOGRAPHIQUES ENTRE L'AFRIQUE ET L'AMÉRIQUE TROPICALES

PARIS
ÉDITIONS DU MUSÉUM
36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (V^e^)

1961

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

R. 2.60

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
Série B, Botanique. Tome XI, fascicule 2. — Pages 137 à 242

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

LE PROBLÈME DES HOMOLOGIES PHYTOGÉOGRAPHIQUES ENTRE L'AFRIQUE ET L'AMÉRIQUE TROPICALES

par

R. SCHNELL

SOMMAIRE

Avant-Propos 138
I. Historique 140
II. Affinités entre les flores tropicales de l'Afrique et de l'Amérique . 141
III. Homologie des paysages botaniques 151
IV. Les forêts denses humides 154
V. Les variations anciennes des forêts tropicales humides 162
VI. Les clairières de la forêt dense humide 169
VII. Les formations herbeuses et arborescentes (savanes, *cerrados*, forêts claires) 181
VIII. Les *caatingas* américaines et les formations épineuses d'Afrique tropicale sèche 192
IX. Les forêts d'*Araucaria* du Brésil méridional 196
X. Considérations générales comparatives sur le peuplement végétal de l'Afrique et de l'Amérique tropicales :
A. Les éléments de la flore 201
B. Le problème des relations floristiques entre l'Amérique et l'Afrique tropicales 205
C. Les hypothèses possibles concernant l'histoire des flores tropicales africaines au cours du Tertiaire 217
D. Les hypothèses possibles concernant l'histoire des flores tropicales américaines au cours du Tertiaire 219
E. Le problème des variations climatiques et phytogéographiques depuis le Tertiaire 224
XI. Conclusions générales 232
Résumé 233
Bibliographie 235

Source : MNHN, Paris

AVANT-PROPOS

Le problème des homologies entre la flore et la végétation de l'Afrique et de l'Amérique tropicales est si vaste qu'il serait indiscutablement prématuré de vouloir en tracer un tableau d'ensemble. Il ne saurait être traité dans sa plénitude que sur la base d'une somme de connaissances qui n'est encore que très partiellement acquise. La prodigieuse richesse des flores, la rareté des faits paléobotaniques actuellement connus, l'incertitude des connexions terrestres qui ont pu exister entre l'Ancien Monde et le Nouveau, sont autant d'obstacles qui nous limitent dans nos essais d'interprétation des structures botaniques actuelles, de reconstitution de leur histoire, de compréhension des troublantes similitudes floristiques que présentent les deux rives de l'Atlantique.

Ayant, après un certain nombre d'années de travail sur la flore et la végétation de l'Afrique, eu le privilège de parcourir pendant quelques mois les principales formations végétales du Brésil, nous avons malgré tout pensé qu'il pouvait être utile de formuler quelques remarques préliminaires comparatives qu'a suggérées à l'Africain que nous sommes, l'observation des paysages tropicaux de l'Amérique du Sud. C'est essentiellement sur le plan des comparaisons entre le Brésil et l'Ouest africain que nous avons axé ces quelques remarques, pensant qu'elles pourraient, malgré leur caractère très incomplet, intéresser les botanistes de l'un et l'autre de ces territoires. Les documents — indiscutablement fragmentaires — que nous rassemblons, sont avant tout, à considérer comme une base préliminaire pour des travaux futurs.

Il importe, dans un travail de ce genre, de replacer les faits suggérés par les répartitions floristiques actuelles dans leur contexte, et de les confronter avec les faits fournis par l'aire d'autres groupes, animaux en particulier. Le critique nous pardonnera d'avoir, dans cet esprit, rappelé un certain nombre de notions classiques, et de grandes hypothèses suggérées par les faits zoogéographiques, paléontologiques et géologiques. Une telle confrontation nous a paru éminemment utile. Il ne saurait cependant être perdu de vue que, comme l'a judicieusement souligné AXELROD (1952), si les végétaux sont essentiellement régis, dans leurs migrations, par les faits climatiques, les animaux (Mammifères essentiellement) sont en grande partie sous la dépendance des connexions terrestres, et dépendent beaucoup moins du facteur climatique. Les conclusions que peuvent suggérer les divers groupes, quant aux connexions anciennes, seront donc de signification très diverses.

Il m'est agréable de remercier ici tous ceux par qui a été rendu possible ce travail. Je veux d'abord dire toute ma gratitude au Conseil

Source : MNHN, Paris

National Brésilien des Recherches Scientifiques, qui a organisé mon voyage à travers le Brésil ; que son Président, M. J. C. Cardoso, reçoive ici, l'expression de ma respectueuse reconnaissance. Je tiens à remercier aussi bien vivement son éminent collaborateur, M. A. M. Couceiro, Directeur Général de la Division Scientifique et Technique.

Je garde un souvenir inoubliable des randonnées effectuées à travers la *caatinga*, les *cerrados*, l'*hylæa* amazonienne, avec mes collègues et amis brésiliens, ainsi que de l'accueil si profondément sympathique que j'ai trouvé auprès de tous, dans tous les Instituts et Laboratoires visités. Je tiens à remercier particulièrement M. W. Egler, Directeur du Musée Gœldi, à Belém ; M. Dardano de Andrade Lima, l'éminent spécialiste du Nord-Est brésilien ; M. le Professeur M. G. Fenri et ses collaborateurs, principalement MM. Aylthon Jolly, L. Continho et Mlle B. L. Morretes. Je veux également dire ici ma reconnaissance à M. le Recteur M. Rodrigues Filho, de l'Université Rurale de Recife ; à M. Raul Amorim Antony, Sous-Directeur de l'Institut de Recherches d'Amazonie ; à MM. Oswaldo Haudro, M. Kuhlmann, A. Castellanos, H. P. Veloso, F. Segadas-Vianna, Luiz G. Labouriau, Anagao, H. Ferreira, ainsi qu'à MM. E. Dolianiti et Sommer. J'adresse mes remerciements aussi, à M. Lauro P. Xavier, Directeur du Jardin Botanique de João Pessoa, qui m'a accompagné lors d'une longue tournée à travers les régions arides du Nord-Est brésilien. J'ai pu longuement parcourir plusieurs des beaux parcs forestiers du Sud du Brésil ; qu'il me soit permis de remercier ici M. Azambuj, Directeur du Service Forestier Fédéral, qui m'a réservé le meilleur accueil ; j'exprime également toute ma reconnaissance à M. Iglesias, Directeur du Service Forestier du District Fédéral et à M. Harold E. Strang, qui ont aimablement, eux aussi, facilité ma tâche.

Je remercie aussi le Service Météorologique du Brésil, et tiens à exprimer en particulier, ma gratitude à M. C. Junqueira Schmidt, l'éminent spécialiste de la climatologie de ce pays. Mes remerciements vont enfin à M. A. Teixeira Guerra, qui m'a réservé le meilleur accueil, et dont les importants travaux géographiques sont mentionnés dans ce mémoire.

Ma gratitude est grande envers le Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, et son Directeur, M. le Professeur R. Heim, Membre de l'Institut, pour l'accueil qui a été offert à ce travail dans les Mémoires du Muséum. Je remercie très vivement M. le Professeur E. Séguy, pour tout ce qu'il a fait pour assurer cette publication. Je veux dire aussi ma reconnaissance à M. le Professeur H. Humbert, Membre de l'Institut, à M. le Professeur A. Aubréville, et à leurs collaborateurs, pour l'accueil sympathique que, depuis des années, j'ai toujours trouvé au Laboratoire de Phanérogamie du Muséum.

Je remercie M. le Professeur G. Mangenot, sur l'initiative de qui j'ai pu entreprendre mon voyage au Brésil ; c'est sur ses conseils que je suis parti, m'orientant ainsi vers de nouveaux horizons du monde tropical.

Je tiens enfin, bien entendu, à remercier ici, une fois de plus, l'Institut Français d'Afrique Noire, et son éminent Directeur, M. le Professeur

Source : MNHN, Paris

Th. Monod, dont l'amical et efficace appui ne m'a jamais fait défaut tout au long de mon travail sur la végétation de l'Ouest africain. Je suis heureux de l'occasion qui m'est offerte ici, de lui témoigner une fois de plus ma très fidèle reconnaissance.

I. — HISTORIQUE

Les multiples homologies de l'Amérique tropicale et de l'Afrique ont été maintes fois soulignées. Homologies structurales, se traduisant, au Brésil comme en Afrique, par des boucliers précambriens parfois recouverts de sédiments, et par une morphologie comparable (1). Homologies dans la structure du manteau végétal, qui comporte, de part et d'autre de l'Equateur, dans des régions de climat homologue, des forêts tropicales humides, des formations herbacées et arborescentes plus ou moins xérophiles, des formations d'épineux. Homologies enfin sur le plan du peuplement, puisque, tant dans le domaine de la flore que dans celui de la faune, de nombreux *taxa* (familles et souvent genres) sont communs aux deux territoires.

Ces homologies du peuplement ont été soulignées par maints auteurs. A. Chevalier (1931, 1933) a donné des listes d'espèces végétales communes à l'Amérique du Sud et à l'Afrique tropicale, et souligné que ces espèces peuvent se répartir en trois groupes principaux : espèces transportées par l'homme, volontairement ou non, — espèces transportées par les oiseaux (particulièrement des plantes des lieux marécageux à graines très fines), — espèces transportées par les courants marins (plantes halophiles côtières). En dehors de ces trois grandes catégories, il n'existe que très peu d'espèces communes ; certaines d'entre elles, comme *Andira inermis*, pourraient être des espèces très anciennes, déjà différenciées lors des connexions qui ont existé dans le passé entre l'Ancien Monde et le Nouveau. Le même auteur a également souligné l'homologie des formations végétales des deux territoires, et en particulier celle des groupements végétaux secondaires qui se développent sur l'emplacement des anciens défrichements ; bon nombre d'espèces sont communes aux formations secondaires de l'Afrique et de l'Amérique tropicales : elles sembleraient avoir été transportées par l'homme. Th. Monod (1950) a récapitulé toute une liste de genres, voire d'espèces — animales ou végétales — se retrouvant sur les côtes américaines et africaines de l'Atlantique tropical. Plus récemment, G. Mangenot (1957, 1958) a cité les spectaculaires homologies qui existent entre la flore et la végétation du Brésil et de l'Afrique occidentale : espèces vicariantes, parfois genres ou espèces affines jouant le même rôle dans le paysage botanique : certains *Cecropia*

(1) Du Toit (A.-L.). A geological comparison of South America with South Africa (*Carnegie Inst. Publ.*, 1927). — De Martonne (E.). Géographie zonale : la zone tropicale (*Ann. géogr.*, 1946, LV, n° 297). — Monod (Th.), Sur les deux bords de l'Atlantique Sud (*Bol. Inst. Paulista Oceanogr.*, 1, 1950, pp. 29-58).

Source : MNHN, Paris

d'Amérique ont une silhouette, une écologie, une place dans la végétation, identiques à celles de *Musanga cecropioides* d'Afrique ; en Amazonie, le même auteur (1958, p. 88) a mentionné un groupement à *Cephalocarpus* (Cypéracée) et *Rapatea* (Rapatéacée), rappelant, tant par son écologie que par la physionomie de ses espèces caractéristiques, le groupement homologue à *Mapania* (Cypéracée) et *Maschalocephalus* (Rapatéacée) des forêts humides de l'Ouest africain.

Le problème des relations floristiques entre l'Amérique et l'Afrique tropicales a, depuis Englen, été posé, à propos de maintes espèces et de maints genres, par Chevalier et par Aubréville. Sur le plan de la végétation, le magistral mémoire d'Aubréville sur les forêts du Brésil (1958) apporte de précieux éléments comparatifs qui sont de la plus haute utilité, tant comme synthèse d'ensemble que sur le plan des homologies entre l'Afrique et l'Amérique tropicales.

***

II. — AFFINITÉS FLORISTIQUES ENTRE L'AFRIQUE TROPICALE ET L'AMÉRIQUE TROPICALE

Affinités sur le plan générique

Dans l'ensemble, — si nous en exceptons les familles endémiques (dont certaines, comme les Vochysiacées, jouent un rôle important dans certains paysages Sud-américains) (1) — ce sont les mêmes familles qui constituent le fonds de la flore dans les deux territoires. En Afrique comme en Amérique tropicale, un rôle de premier plan est joué par les Légumineuses, les Rubiacées, les Sapotacées, les Euphorbiacées, les Sapindacées, etc. De très nombreux genres existent de part et d'autre de l'Atlantique tropical ; bornons-nous à citer, parmi les plus connus de cette longue liste : *Alchornea, Andropogon, Angræcum, Asclepias, Aspilia, Bauhinia, Begonia, Bulbophyllum, Carapa, Cassytha, Ceiba, Combretum, Cordia, Dioscorea, Diospyros, Dolichos, Erythrina, Erythroxylum, Eugenia, Ficus, Ipomoea, Maba, Oplismenus, Ouratea, Phyllanthus, Piper, Pithecellobium, Randia, Smilax, Strychnos, Terminalia, Vernonia,* etc. (2).

(1) Soulignons que les Vochysiacées, famille américaine, possèdent cependant un genre (avec une espèce) en Afrique. Les Broméliacées, également américaines, ont une espèce en Afrique, paraissant d'ailleurs très localisée.

(2) De cette liste sont évidemment éliminés les genres polyphylétiques, issus, dans chacun de ces territoires, d'une évolution parallèle indépendante. Tel est le cas du genre *Cephælis* (Rubiacées). Par leurs stipules membraneuses bilobées, par leurs pétales corniculés, et par divers autres caractères, les *Cephælis* africains se distinguent des espèces américaines, et se rapprochent au contraire des *Psychotria* africains de la section *Bracteatæ*, dont ils paraissent issus. La condensation de l'inflorescence en un glomérule capituliforme involucré est évidemment un processus qui a pu se produire de façon indépendante et parallèle dans des phylum différents au sein de l'énorme genre *Psychotria*.

A propos des genres *Maba* et *Diospyros*, rappelons que White, dans sa récente révision des espèces africaines, a été amené à réunir ces deux genres.

Source : MNHN, Paris

Affinités sur le plan spécifique

C'est essentiellement sur le plan de la famille et du genre que se situent les affinités. De façon générale, l'homologie ne descend pas au niveau de l'espèce. Il n'y a d'exceptions que dans quelques cas, qu'il paraît possible de ramener aux catégories suivantes :

1) *Espèces rudérales et anthropophiles*, qui doivent leur grande dispersion, en général, à l'homme : *Euphorbia hirta, E. prostrata, Argemone mexicana, Ageratum conyzoides*, etc. A. Chevalier (1931) a donné une longue liste d'espèces anthropophiles communes à l'Afrique et à l'Amérique tropicales ;

2) *Espèces des lieux humides :* il est remarquable de constater que, parmi les espèces existant de part et d'autre de l'Atlantique, figure un nombre appréciable d'espèces des lieux humides et des marécages (1) : *Sauvagesia erecta L., Lophotocarpus guyanensis* Dur. et Schinz, *Xyris anceps* Lam., *Eleocharis fistulosa* Link, *E. Caribæa* Blake, *Rhynchospora corymbosa* Britt., *Fuirena umbellata* Rottb., *Fimbristylis exilis* Roem. et Sch., *Cyperus leucocephalus* Retz., *C. aristatus* Rottb., *Pycreus lanceolatus* C. B. Cl., etc. (2).

Cette aire très vaste de tant d'espèces des lieux humides pourrait s'expliquer par un transport (vraisemblablement épizoochore) par des oiseaux migrateurs, qui, fréquentant les marécages, transporteraient leurs diaspores de petite taille, fixées à leurs pattes ou à leur plumage, d'un marécage à l'autre, assurant mieux qu'un transport anémochore, la certitude d'atteindre le biotope voulu. C'est là une hypothèse déjà exprimée par Chevalier, et que Perrier de la Bathie (*Biog. Pl. Madag.*, 1936, p. 68) a remarquablement formulée : « Les plantes de grande lumière et à petites graines, dont les semences, par suite de leur légèreté ou de l'habitat de la plante-mère, s'entassent dans les lieux boueux, ont toujours une aire très vaste, non seulement parce que ces graines mélangées à la boue peuvent s'attacher aux toisons, plumes ou pattes des animaux (oiseaux migrateurs et aquatiques surtout) et être ainsi transportées à de grandes distances, mais aussi parce que ce transport les amène presque toujours sur des stations analogues à leurs stations d'origine, où elles peuvent aisément germer et se développer. »

---

(1) On rapprochera de ce fait les résultats donnés par l'analyse floristique des groupements marécageux où la proportion des espèces à large répartition se révèle élevée. C'est ainsi qu'au Congo, Lebrun (1947, II, p. 498) dénombre sur un fragment de l'association à *Phragmites Mauritianus*, 2 pantropicales, 2 paléotropicales, 3 plurirégionales afro-tropicales et 1 espèce omni-soudano-zambézienne. Dans l'association à *Cyperus articulatus* et *Asteracantha longifolia*, le même auteur note : 4 pantropicales, 5 paléotropicales, 2 plurirégionales africaines, 4 soudano-zambéziennes. Au Congo également, R. Germain (1952, p. 123), dans la plaine de la Ruzizi, reconnaît dans l'association palustre à *Cyperus latifolius* : 5 pantropicales, 5 paléotropicales, 3 plurirégionales africaines, 1 omni-soudano-zambézienne et 1 soudano-zambézienne.

(2) Dans le même ordre d'idées, on notera la très vaste répartition tropicale de certains genres dont les représentants vivent généralement dans les lieux marécageux : *Drosera, Utricularia, Burmannia*, etc...

Source : MNHN, Paris

Peut-être convient-il de rappeler également ici, à ce propos, l'aire très vaste que possèdent d'assez nombreuses plantes aquatiques, soit à travers l'un des continents seulement, soit à la fois dans l'Ancien Monde et le Nouveau. *Ceratophyllum demersum*, par exemple, est à peu près cosmopolite ;

3) *Espèces littorales :* la grande répartition sur les côtes tropicales de nombreuses espèces est bien connue ; leur liste a été récapitulée par divers auteurs ; citons, pour les plages sableuses : *Sporobolus virginicus, Stenotaphrum secundatum, Paspalum vaginatum, Remirea maritima, Sesuvium portulacastrum, Philoxerus vermiculatus, Alternanthera maritima, Canavalia obtusifolia, Ipomoea pes-capræ, Scævola plumieri*, etc. De même la composition de la mangrove est profondément semblable, sur le plan spécifique, en Amérique tropicale et en Afrique occidentale : *Rhizophora mangle, R. racemosa, R. harrisoni, Avicennia nitida, Laguncularia racemosa, Acrostichum aureum*, etc. Th. Monod (1950, pp. 30-31) a cité une série d'espèces animales qui se rencontrent, identiques, sur les deux côtes. Les affinités floristiques des mangroves atlantiques de l'Amérique et de l'Afrique, — qui les opposent à la mangrove dite « orientale » (Océan Indien et Pacifique), — plaident évidemment pour l'hypothèse d'un transport marin des diaspores ;

4) *Espèces à grand pouvoir de dispersion joint à une amplitude écologique considérable :* dans cette dernière catégorie, sont à mentionner des Fougères, dont des cosmopolites comme *Pteridium aquilinum* (1) et *Osmunda regalis*. Citons aussi la très vaste répartition tropicale de *Lycopodium cernuum*. *Rhipsalis baccifera* Stearn (*R. cassutha* Gaertn.), Cactacée épiphyte en forêt tropicale humide, doit probablement sa répartition quasi-pantropicale au transport par les oiseaux, qui, consommant ses fruits, sont sans aucun doute aussi responsables de sa mise en place au sommet des arbres. La présence de *Ceiba pentandra*, sous des formes sans doute identiques, ou du moins très voisines (2), en Amérique tropicale et en Afrique, pourrait s'interpréter par un transport de ses graines d'un continent à l'autre ; A. Chevalier (3) a soulevé l'hypothèse d'un transport par le vent d'Amérique en Afrique ; la présence de plusieurs espèces de *Ceiba* en Amérique, — alors qu'il n'en existe qu'une seule en Afrique, — étaie l'idée d'une origine américaine de ce grand arbre.

Dans les forêts, le nombre des espèces communes à l'Afrique et à l'Amérique tropicales est très faible, du moins parmi les Phanérogames. Nous venons de citer *Ceiba pentandra* et *Rhipsalis baccifera*. *Olyra latifolia*, Graminée du sous-bois, existe dans les forêts humides d'Afrique et d'Amérique, — le Nouveau Monde, où ce genre comporte plusieurs espèces paraissant être son lieu d'origine. *Symphonia globulifera* (Guttifère)

(1) Qui, toutefois, paraît se présenter sous forme de variétés distinctes (var. *lanuginosum*, en Afrique).

(2) La forme des contreforts paraît un peu différente chez les deux arbres, mais il paraît difficile de tirer argument de ce caractère, éminemment sujet à l'influence du milieu.

(3) Chevalier (A.). Arbres à kapok et Fromagers (*Rev. Bot. Appl.*, 1937, 17).

Source : MNHN, Paris

d'Amérique, est très proche du *S. gabonensis* d'Afrique, à tel point que les deux espèces sont souvent mises en synonymie. La grande liane ligneuse *Entada gigas* (Mimosée), qui existe dans les forêts denses africaines, américaines et est-asiatiques, pourrait devoir cette répartition à un transport relativement récent, — peut-être à la suite de longs parcours marins, que sa gousse ligneuse et légère rendrait possibles (1) ; rappelons qu'une gousse de cette espèce (actuellement conservée au British Museum dans les collections de Sloane) avait un jour été découverte sur les côtes d'Angleterre. Le *kobi* d'Afrique, *Carapa procera* D. C. (Meliacée), que certains ont identifié à *C. guianensis* du Nouveau Monde, paraît, malgré la similitude des spécimens d'herbier, en différer à la fois par son port moins élevé et par son écorce. La présence en Afrique de *Paullinia pinnata* (Sapindacée), seule espèce de ce genre américain atteignant l'Ancien Monde, paraît, comme le pense Chevalier (2), s'expliquer par un transport. Un certain nombre de Fougères ont une répartition américano-africaine. *Xiphopteris serrulata*, très petite Polypodiacée, abondante dans les Serras côtières du Brésil, a quelques stations dans l'Ouest africain, paraissant témoigner d'un transport aérien de ses spores, incidemment réalisé d'Amérique en Afrique (3).

Dans les savanes et les forêts sèches, on note également quelques espèces communes à l'Afrique et à l'Amérique : *Ximenia americana, Spondias monbin, Andira inermis, Gyrocarpus americanus, Waltheria indica* L. (*W. americana* L.). Certaines d'entre elles ont une large répartition tropicale : *Gyrocarpus americanus* existe jusqu'en Asie et en Polynésie. Dans les régions arides de la *caatinga* brésilienne, on trouve *Calotropis procera* (d'introduction vraisemblablement récente), *Acacia farnesiana* (espèce répandue en Afrique, mais peut-être, d'après Oliver, d'origine américaine).

---

(1) Les grandes possibilités de dissémination d'*Entada gigas* par les courants marins sont bien connues. Voir à ce sujet Ridley, p. 284.

(2) Chevalier (A.). Le rôle de l'Homme dans la dispersion des plantes tropicales. Echanges d'espèces entre l'Afrique tropicale et l'Amérique du Sud (*Rev. Bot. Appl.*, 1931, 11, pp. 633-651).

(3) La répartition des Ptéridophytes mérite diverses remarques. L'ancienneté de ce groupe permet de s'attendre à une vaste dispersion de ces plantes. Effectivement, de nombreux genres possèdent une aire très étendue, tropicale (*Marattia, Dicranopteris, Lygodium, Microlepia, Humata, Isoloma, Histiopteris, Acrostichum, Cyclosorus, Arthropteris, Pleopeltis, Phymatodes*, etc.) ou plus ou moins cosmopolite (*Osmunda, Hymenophyllum, Cheilanthes, Pteridium, Polypodium, Dryopteris, Adiantum, Asplenium*, etc.). De nombreuses espèces ont aussi une aire très vaste, soit sur un seul continent soit sur plusieurs. De multiples faits démontrent le grand pouvoir de dispersion de ces plantes. Comme l'a fait remarquer Perrier de La Bathie, *Acrostichum aureum*, espèce de la mangrove, se retrouve dans l'intérieur de Madagascar sur des efflorescences salines. Le même auteur a montré que l'analyse de la flore ptéridologique de Madagascar plaide pour une intervention de transports aériens : parmi les espèces non endémiques, on compte 9 % d'orientales, 46 % d'occidentales et 41 % de pantropicales. Le transport anémochore des Fougères est apparu aussi lors du repeuplement du Krakatau, où, au bout de trois ans, on comptait 12 espèces de Fougères, alors qu'il n'y avait encore que 3 Composées anémochores. La réalité de tels transports n'implique cependant pas forcément toujours leur caractère récent ; sans doute certains d'entre eux sont-ils plus ou moins anciens, comme paraît en témoigner la variabilité intraspécifique que revêtent certaines espèces à aire très vaste (comme *Pteridium aquilinum*).

Source : MNHN, Paris

Remarques sur les groupes communs

Si de nombreux groupes sont communs à l'Amérique tropicale et à l'Ancien Monde, on note souvent qu'ils s'y comportent différemment, tant par leur répartition que par leur écologie. Les Palmiers sont bien plus nombreux en Amérique qu'en Afrique ; ils y présentent, dans les forêts tropicales humides, de nombreuses formes érigées, vivant même dans la sylve intacte ; en Afrique, par contre, les palmiers érigés, peu nombreux, ne vivent pas en forêt dense intacte (sauf les *Raphia* des forêts marécageuses), où l'on ne trouve que quelques palmiers lianescents *(Ancistrophyllum, Eremospatha, Calamus, Oncocalamus)* (1).

Divers groupes, représentés uniquement ou presque uniquement par des arbres dans l'Ancien Monde, présentent en Amérique une très grande abondance de formes lianescentes : Sapindacées, Bignoniacées. Inversement, certains autres groupes (Annonacées, Rutacées, Myrsinacées, *Ficus*) n'ont de formes lianescentes que dans l'Ancien Monde. Le fait avait déjà été souligné par Velenovsky (IV, 1913, p. 108).

Au Brésil, la famille des Composées, très richement représentée dans le Sud, où elle compte de nombreuses formes arborescentes, arbustives et herbacées, est au contraire peu représentée dans la flore autochtone de l'Amazonie, où ses formes ligneuses sont quasi-inexistantes en forêt dense. Les causes écologiques (caractères du milieu forestier équatorial, répartition des précipitations peu favorable à la dispersion des akènes à aigrettes), ont peut-être joué un rôle dans ce faible développement des Composées, conjointement avec les causes paléophytogéographiques.

L'étude statistique comparative, récemment faite par A. Aubréville (1959), des Légumineuses de la forêt équatoriale africaine et de la forêt amazonienne, est pleine d'intérêt. Ces deux grands massifs forestiers humides ont en commun une très grande richesse en Légumineuses arborescentes et arbustives. « C'est un caractère commun essentiel de ces deux régions équatoriales qui n'est pas partagé par les forêts denses asiatico-malaises et australo-papoues, et qui, par conséquent, peut servir de critère à une distinction chorologique à l'échelle de ces grandes régions ». Quelques genres pantropicaux sont communs à l'Afrique et à l'Amérique : *Copaifera-Guibourtia, Cassia, Cynometra, Crudia, Parkia, Albizia, Pithecellobium* (s. l.), *Dalbergia, Pterocarpus, Erythrina, Lonchocarpus-Derris.* Ces groupes pourraient, comme Aubréville en envisage l'éventualité, constituer « les éléments d'une vieille flore tropicale humide » (Aubréville, p. 56). « Ces éléments communs pantropicaux, la richesse commune dans certains groupements, peuvent être considérés comme le signe d'une liaison des flores équatoriales américaines et africaines, mais dans des temps très anciens, car les faits de divergence dans la répartition entre tribus et l'endémisme générique sont très accentués » (Aubréville, p. 56).

(1) Le palmier à huile *(Elæis guineensis)* ne vit dans le domaine forestier que grâce aux défrichements ; il disparaît quand la forêt se reconstitue.

Source : MNHN, Paris

Les familles endémiques

Parmi les familles endémiques du Nouveau Monde, les Broméliacées, très abondantes dans les forêts humides du Sud Brésilien (où elles s'élèvent en montagne sous des climats subtropicaux, voire subtempérés, notamment dans les forêts d'*Araucaria* de la Serra de Mantiqueira), existent également dans certaines régions très sèches : elles présentent d'assez nombreuses formes (épiphytes : *Tillandsia* ; terrestres : *Bromelia laciniosa*, *Encholyrium*) dans la *caatinga* des régions arides du Nord-Est. Malgré la plasticité écologique dont témoigne ainsi cette famille, il y a lieu de souligner qu'elle est très peu représentée dans les *cerrados* du Sud brésilien (Etat de São Paulo) et joue dans la forêt amazonienne un rôle bien moindre que dans les forêts humides des Serras côtières du Sud. L'unique Bromeliacée africaine, *Pitcairnia feliciana*, connue jusqu'à présent d'une seule localité (Kindia, en Guinée, sur des escarpements gréseux), paraîtrait devoir s'expliquer par un transport à grande distance (peut-être zoochore). Elle paraît, en tout cas, très proche des *Pitcairnia* antillais (1).

Les Cactacées, également endémiques du Nouveau Monde, y existent à la fois en forêt dense humide (*Rhipsalis*, *Epiphyllum*) et dans les régions sèches (*Cereus*, *Cephalocereus*, etc.), où leurs formes épineuses jouent dans le paysage un rôle homologue de celui des Euphorbes cactiformes de l'Ancien Monde (telles qu'*Euphorbia abyssinica*). Il est d'ailleurs remarquable de constater cette « bipolarité » écologique des Cactacées, qui existent simultanément dans les types de végétation les plus xériques (*caatinga*, bush des *restingas* (2)) et dans les types les plus hygrophiles (forêt tropicale humide) (3), mais ne paraissent jouer qu'un rôle réduit dans la végétation sèche des *cerrados*, qui, sur le plan de la xéricité, représentent un terme intermédiaire entre ces deux extrêmes. On notera le rôle important des Cactacées dans les flores sèches du Mexique et de l'Argentine.

Interprétation des affinités floristiques

Les affinités floristiques entre l'Amérique tropicale et l'Afrique se situent — à part des cas particuliers — au niveau du genre et de la famille.

Les identités réalisées au niveau de l'espèce doivent toujours être interprétées avec la plus grande prudence, en raison de l'éventualité de transports à grande distance plus ou moins récents, que la multiplicité des causes de dispersion (humaines notamment) permet d'imaginer dans

(1) Stehle (H.). Analogies entre le *Pitcairnia feliciana* et les *Pitcairnia* antillais (*Rev. Bot. Appl.*, 1938).

(2) Les *restingas* sont des formations arborescentes basses et herbarées occupant les sables littoraux.

(3) Le fait, déjà connu, que les *Rhipsalis*, épiphytes en forêt dense humide, ont des formes juvéniles érigées et épineuses, alors que la plante âgée est pendante et inerme, serait un argument pour penser que l'origine de ce genre est dans les habitats terrestres xériques.

Source : MNHN, Paris

bien des cas (1). Il en est ainsi pour *Calotropis procera*, espèce steppique de l'Ancien Monde (Afrique, Asie), qui est abondante dans certaines regions du Nord-Est aride du Brésil, où elle se localise surtout dans certaines contrées habitées, notamment dans l'Etat de Paraiba. Dans d'autres cas, comme pour *Andira inermis* ou *Gyrocarpus americanus* (Aubréville, 1949, p. 49), l'aire très vaste occupée par une espèce commune plaide pour l'ancienneté de sa mise en place.

Par ailleurs, l'aire restreinte (parfois réduite à une station unique) que présentent, dans l'un des deux territoires, certaines espèces appartenant à un groupe localisé de l'autre côté de l'Atlantique, est, de même que le caractère unique de ces espèces, un argument pour les interpréter par un transport à longue distance plus ou moins ancien, plutôt que comme des reliques d'une extension ancienne du groupe dans ce territoire. Le cas du *Pitcairnia feliciana*, de Guinée, mentionné plus haut, en paraît un exemple. De même, dans la famille pantropicale des Mélastomacées, le genre *Miconia* est propre au Nouveau Monde, où il est représenté par de nombreuses espèces ; or, une plante rencontrée en Afrique en une seule station, en Guinée espagnole, a été identifiée par H. Jacques-Félix (1938), comme appartenant à ce genre américain (*Miconia africana* J. Fel.). Lorsque l'aire de la plante est plus étendue, l'interprétation est plus difficile. Dans la même famille des Mélastomacées, la tribu des Tibouchinées est américaine ; or, une petite plante des marécages des plateaux ouest-africains, *Nerophila gentianoides* Naud., est à rattacher à cette tribu, ce qui pose le problème de son origine et des migrations floristiques entre l'Amérique et l'Afrique. « *Nerophila gentianoides*, souligne Jacques-Félix, a bien sa souche dans les régions d'altitude de la vieille plate-forme guyanaise, et sa présence au Fouta-Djallon ajoute un argument au postulat d'une liaison floristique ancienne entre ces deux territoires » (Jacques-Félix, *Icones Plant. Afric.*, III, 1955). Remarquons que cette liaison, apparemment indiscutable, n'implique pas forcément un contact par connexion terrestre : comme bien d'autres plantes de marécages, cette unique Tibouchinée africaine pourrait devoir son aire réduite ouest-africaine à un transport par des oiseaux migrateurs, sans doute à une époque relativement ancienne.

Si certains faits (présence d'espèces communes, présence d'un *Pitcairnia* en Afrique) suggèrent souvent l'idée de transports à grandes distances réalisés de façon exceptionnelle, l'ensemble des affinités floristiques africano-américaines, par contre, semble requérir une toute autre interprétation. Perrier de la Bâthie (2) a, à juste titre, souligné combien l'hypothèse de transports lointains semble inapplicable à des groupes tels que les *Symphonia* (Guttifères, existant en Afrique, à Mada-

(1) Soit par des agents naturels (cas du *Pitcairnia* de Guinée, et vraisemblablement de *Rhipsalis baccifera*), soit par l'homme (espèces rudérales, espèces utiles).

(2) Perrier de La Bathie. Notes biogéographiques sur quelques plantes ayant contribué au peuplement de Madagascar. (*Mém. Inst. Scient. Madagascar*, Série B, 1, fasc. 2, 1948 ; et : *Contrib. ét. peupl. Mad.* (*Mém. Soc. Biogéogr.*, nouvelle Sér., 1, 1953, p. 86.)

Source : MNHN, Paris

gascar et en Amérique), dont les fruits lourds et fragiles, les graines grosses et à pouvoir de germination peu durable, ne pourraient avoir été transportées sur de grandes distances. L'idée de migrations anciennes, grâce à des connexions terrestres, s'impose comme l'hypothèse rendant le mieux compte des faits actuellement connus.

C'est à une conclusion identique que conduit l'étude de la faune. Certaines familles de Poissons d'eau douce existent à la fois en Afrique et en Amérique tropicales : Ostéoglossidés, Cyprinodontidés, Siluriformes, etc., mais, comme le note MONOD (1950, p. 29), « l'identité ne descend jamais au niveau du genre et à plus forte raison de l'espèce ».

Comme la flore, la faune présente des répartitions hétérogènes. Parmi les Poissons, citons, d'après Th. MONOD (1957, p. 20), l'existence de groupes africano-américains (Characidés) et de groupes africano-asiatiques (Anabantidés, Mastacembélidés). Fait qui semblerait indiquer que les liaisons africano-américaine et africano-asiatique pourraient fort bien ne pas avoir été synchrones (Th. MONOD, 1957, p. 20). Parmi les Insectes, les Brentides (Coléoptères), étudiés par B. A. M. SOARES, présentent une répartition africano-américaine des plus intéressantes ; certaines tribus (*Trachelizini, Stereodermini, Arrhenodini*) existent en Amérique, Afrique, Indo-Malaisie et à Madagascar ; certains *taxa* existent à Madagascar et en Amérique du Sud : *Nematocephalini, Ulocerini* ; les *Ithystenini* font défaut en Afrique, mais existent en Amérique du Sud, à Madagascar, en Indo-Malaisie et en Australie (1). Si de telles répartitions inattendues devaient être confirmées par les recherches ultérieures, elles amèneraient à se demander si les migrations anciennes de ce groupe ne sont pas effectuées par une voie autre qu'une connexion terrestre transatlantique classiquement admise par tant d'auteurs (2).

De cette répartition de certains groupes d'Insectes pourrait être rapprochée, sans pour cela admettre *a priori* que la cause en soit la même, — celle de certains genres végétaux ou de certaines familles, dont AUBRÉVILLE a récemment (1955) fait la récapitulation, et qui font défaut en Afrique, ou y sont très peu représentés : Magnoliacées (Amérique et Asie, absentes en Afrique), Wintéracées (Amérique tropicale, Malaisie, Nouvelle-Calédonie, Australie, absentes en Afrique), Lauracées (Amérique, Indo-Malaisie, rares en Afrique), Ternstroemiacées (Amérique et Asie, deux genres seulement en Afrique), *Nyssa* (Floride, Inde, Indonésie, absent en Afrique), *Symplocos* (Amérique et Asie tropicales, Malaisie, Australie tropicale, absent en Afrique) etc. L'absence, en Afrique, de représentants de groupes tempérés, tels que les Magnoliacées (qui existent en Amérique tropicale et en Asie du Sud-Est), s'expliquerait, comme le souligne AUBRÉVILLE, par les barrières géographiques qui y ont empêché

(1) D'après KLEINER (R.), die geographische Verbreitung der Brenthidæ (*Archiv fur Naturgeschichte*, 1931, 87, Abt. A. Heft 10, pp. 38-132).

(2) D'autres faits paraissent plaider pour des migrations « orientales » et non transatlantiques ; notamment la répartition du genre *Orthopodomya* (Diptère) qui existe à la fois à Madagascar, en Indo-Malaisie, en Europe et en Amérique, mais fait défaut en Afrique, ce qui laisse supposer qu'il n'y est pas arrivé lors de ses migrations anciennes.

Source : MNHN, Paris

les migrations Nord-Sud, isolant la flore tropicale africaine de l'ensemble floristique tempéré (1). La présence d'un même groupe dans deux territoires tropicaux distincts (comme les Magnoliacées en Amérique tropicale et en Asie du Sud-Est) peut fort bien être le résultat de tout autre chose qu'une connexion directe (2).

Tous ces faits indiquent amplement que, si des migrations anciennes entre les flores tropicales sont indiscutables, et paraissent, au moins dans certains cas, impliquer l'existence de connexions terrestres, les voies suivies par ces migrations ont sans aucun doute été variées.

Répartition écologique des genres communs

Si nous envisageons les affinités floristiques entre l'Afrique et l'Amérique sur le plan des répartitions écologiques, nous constatons que les genres communs peuvent se répartir en plusieurs catégories :

Genres de forêt dense humide, tels que *Symphonia, Carapa;*

Genres représentés simultanément en forêt dense humide et dans les formations sèches, tant en Afrique qu'en Amérique : *Parkia, Bombax, Eugenia,* etc... ;

Genres uniquement localisés, tant en Amérique qu'en Afrique, dans les formations végétales sèches (savanes, *cerrados,* steppes, *caatingas*) :

---

(1) Cet isolement de l'Afrique par rapport à l'Ancien Monde tempéré, se traduit également dans d'autres domaines. Comme l'a fait remarquer Jaeger (P.), dans son bel ouvrage, *La vie étrange des fleurs* (1959, p. 155), l'ornithogamie, en Amérique, existe jusque dans l'Alaska au Nord, et en Patagonie au Sud. Au contraire, dans l'Ancien Monde, elle existe en Afrique, mais fait défaut en Europe ; elle « s'arrête au barrage désertique qui s'étend depuis l'Afrique du Nord jusqu'en Asie centrale ».

(2) On peut aussi mentionner ici les Fagacées, qui existent, en plus des régions tempérées, dans le Sud-Est asiatique et dans certaines régions chaudes de l'Amérique (Mexique Guatémala...). Il s'agit là, manifestement, d'une descente vers le Sud à partir d'une aire tempérée septentrionale, grâce à une configuration géographique favorable. Leur absence en Afrique tropicale — comparable à celle de nombreux autres groupes d'origine tempérée — en est la preuve, et témoigne de l'appartenance initiale de ce groupe à l'ensemble floristique tempéré. Conclusion qui rejoint celle obtenue par Resvoll (T.) (1925), qui a montré que les *Quercus* de Java possèdent des bourgeons comparables à ceux des espèces tempérées. La bipolarité remarquable que présentent les hêtres (*Fagus* dans l'hémisphère Nord, *Nothofagus* dans l'hémisphère Sud) pourrait peut-être s'expliquer par une telle migration Nord-Sud à une époque très ancienne (postérieurement à laquelle des variations climatiques auraient pu faire disparaître le groupe dans les régions intermédiaires) — migration qui aurait pu se faire, soit par la voie des Andes, soit plutôt (en reprenant une hypothèse de Du Rietz) par une cordillière très ancienne qui aurait bordé à l'Ouest, le géosynclinal andin, antérieurement à la surrection des Andes. En tout cas, il est certain que les *Nothofagus* sont anciens dans les régions australes, puisque des fossiles du Nummulitique de l'Amérique du Sud ont été rapportés à ce genre. Leur migration Nord-Sud (ou Sud-Nord ?) aurait pu se faire lors du Crétacé supérieur ou du Paléocène, époque où paraît se situer une connexion entre l'Amérique du Nord et l'Amérique du Sud et postérieurement à laquelle ces deux blocs continentaux auraient été à nouveau séparés pendant une grande partie du Tertiaire (voir : Firon. Causes de la répartition des êtres vivants, p. 153). La présence, au début du Tertiaire, de la flore à *Nothofagus* et *Araucaria* à la fois en Patagonie et dans l'île Seymour, témoigne de l'ancienneté des migrations floristiques par les voies australes.

Source : MNHN, Paris

Andropogon, *Aristida*, *Cochlospermum*, *Lippia*, *Ziziphus* (1), *Jatropha*, *Prosopis*, etc.

L'existence de tels genres uniquement représentés dans les formations sèches d'Afrique et d'Amérique plaide pour l'hypothèse de migrations plus ou moins anciennes qui auraient eu lieu entre les flores sèches auxquelles ils appartiennent dans chacun de ces territoires. A côté de contacts entre les flores forestières humides se situeraient donc, assez vraisemblablement, des contacts entre les flores sèches des deux continents, — contacts qui pourraient avoir été synchrones des précédents ou non. Le mécanisme de ces contacts, cependant, nous échappe : connexions directes ou transports à plus ou moins grande distance ? (2).

La répartition du genre *Annona* paraît constituer un argument comparable. Ce genre, en Afrique, ne paraît exister que dans les savanes et certaines formations boisées sèches ; en Amérique tropicale, il vit également dans de telles formations sèches *(cerrados, cerradões)* mais compte aussi des représentants forestiers.

La répartition des Protéacées mérite aussi d'être mentionnée ici. Localisées en Afrique dans des formations xériques ou montagnardes, elles se retrouvent en Amérique du Sud, dans des fourrés et des forêts basses (notamment sur certains sommets des Serras méridionales du Brésil ou dans les bush occupant certaines collines d'Amazonie), mais elles peuvent vivre également dans des forêts humides (fait qui a déjà été signalé, et que nous avons à notre tour pu constater dans les forêts humides de Tijuca et de la Serra dos Orgãos). Cette famille est représentée en Afrique et en Amérique par des sous-familles distinctes, ce qui exclut l'éventualité d'un transport direct entre ces deux territoires. Il en sera question plus loin.

Enfin, sur le plan écologique, il peut être intéressant de noter que des espèces d'un même genre, souvent très comparables par leur port et leur aspect, peuvent jouer un rôle semblable dans des paysages botaniques homologues. Ou encore, des espèces de deux genres affines se relaient, au sein des mêmes formations, d'un territoire à l'autre. C'est ainsi que les espèces du genre *Vismia* (Hypéricacées) existent dans les fourrés secondaires du domaine forestier, aussi bien en Amérique du Sud qu'en Afrique et y ont un aspect comparable. Au *Scleria barteri* (Cypéracée lianescente) d'Afrique correspond en Amazonie un *Scleria* identique,

---

(1) Il est à noter que le genre *Ziziphus*, localisé, tant en Afrique qu'en Amérique tropicale, dans des formations xériques, existe, en Asie du Sud-Est (où il compte de nombreuses espèces), également dans des formations forestières plus hygrophiles. Ce genre, qui possède une aire actuelle très vaste, a la majorité de ses espèces en Indo-Malaisie et en Asie du Sud, fait qui, conjointement avec la diversité écologique qu'il y présente, semblerait indiquer qu'il possède là un de ses centres de dispersion principaux. Il ne paraît pas exister dans l'*hylæa* amazonienne. Il est connu dès le Tertiaire (Europe et Amérique du Nord). La mise en place de ce genre dans son aire actuelle pourrait donc être ancienne. Les voies ayant permis la réalisation de cette mise en place nous échappent. Seule une étude systématique précise permettra peut-être de reconstituer hypothétiquement les rapports entre les *Ziziphus* de l'Ancien et du Nouveau Monde.

(2) Sur les rapports des flores sèches d'Amérique et d'Afrique, voir : Aubréville (*Paléohistoire*, 1949, pp. 48, 50), Mondd (1957, p. 22).

Source : MNHN, Paris

également dans la végétation secondaire jeune. Les *Psychotria* et les *Cephælis* jouent, en Amérique et en Afrique (1), le même rôle dans les sous-bois de forêts denses. Au *Musanga cecropioides* (Moracée) d'Afrique correspondent les *Cecropia* d'Amérique, souvent très semblables par leur port, leur feuillage, leurs racines aériennes, leur écologie. On pourrait multiplier ces exemples. Des homologies aussi spectaculaires se rencontrent entre l'Amérique, l'Afrique et l'Asie du Sud : certains *Dillenia*, dans des forêts claires asiatiques à aspect de savanes boisées, ont un aspect, une place dans la végétation, tout à fait analogues à ceux de *Curatella americana* dans les *cerrados* du Brésil ; dans les fourrés secondaires d'Indochine vivent des *Mussaenda* très semblables, avec leur grand sépale foliacé blanc, à certains *Mussaenda* des formations homologues d'Afrique (2). Si, dans le cas d'espèces très affines, l'explication de ces remarquables similitudes peut, avec une certaine vraisemblance, se trouver dans d'éventuels transports à grande distance effectués postérieurement à la différenciation morphologique et écologique du phylum, le problème est plus obscur lorsqu'il s'agit d'espèces plus éloignées sur le plan systématique, et l'on peut se demander si leur différenciation s'est trouvée réalisée dès avant leur séparation géographique, ou s'il s'agit, au contraire, d'une évolution parallèle poursuivie, à partir d'une souche non encore différenciée dans ce sens, postérieurement à la ségrégation des ensembles floristiques tropicaux. Ces vicariances très remarquables avaient déjà été soulignées par CHEVALIER (1933) et par MANGENOT (1957), en ce qui concerne les homologies entre l'Afrique et l'Amérique tropicales.

***

III. — HOMOLOGIE DES PAYSAGES BOTANIQUES

L'homologie des paysages botaniques de l'Afrique tropicale et de l'Amérique du Sud est bien connue (3).

La grande forêt dense humide du Gabon, du Congo et de la Côte d'Ivoire a son homologue dans la sylve amazonienne.

---

(1) Comme d'ailleurs en Asie du Sud-Est.

(2) Parmi ces vicariances souvent très spectaculaires est également à mentionner le cas des *Senecio* arborescents des hautes montagnes d'Afrique, dont la physionomie et l'écologie rappellent étrangement les *Espeletia* (Composées) des hautes altitudes des Andes. On pourrait aussi mentionner ici, le cas des Sétaginelles xéromorphes reviviscentes, que l'on retrouve, avec une morphologie et une biologie semblables dans les régions arides de divers territoires tropicaux : *caatinga* brésilienne *(S. convoluta)* Mexique *(S. lepidophylla)*, plaine côtière du Vietnam Sud, près du littoral de la Mer de Chine *(S. tamariscina)*. Il serait profondément utile qu'une étude systématique précise de ces espèces permette de reconnaître si elles sont affines (comme ce paraît être le cas pour *S. convoluta* et *S. lepidophylla*), ou s'il s'agit d'une évolution parallèle ayant abouti, dans des phylum différents, à une structure rosettée et une physiologie semblables. Rappelons enfin ici, la présence de *Podocarpus* à la fois aux hautes altitudes de l'Afrique tropicale, dans les montagnes de l'Amérique tropicale (Andes, et serras du Sud du Brésil) et aussi dans les montagnes du Sud-Est asiatique.

(3) Voir en particulier les travaux de CHEVALIER, TROLL (C.), MANGENOT, etc...

Source : MNHN, Paris

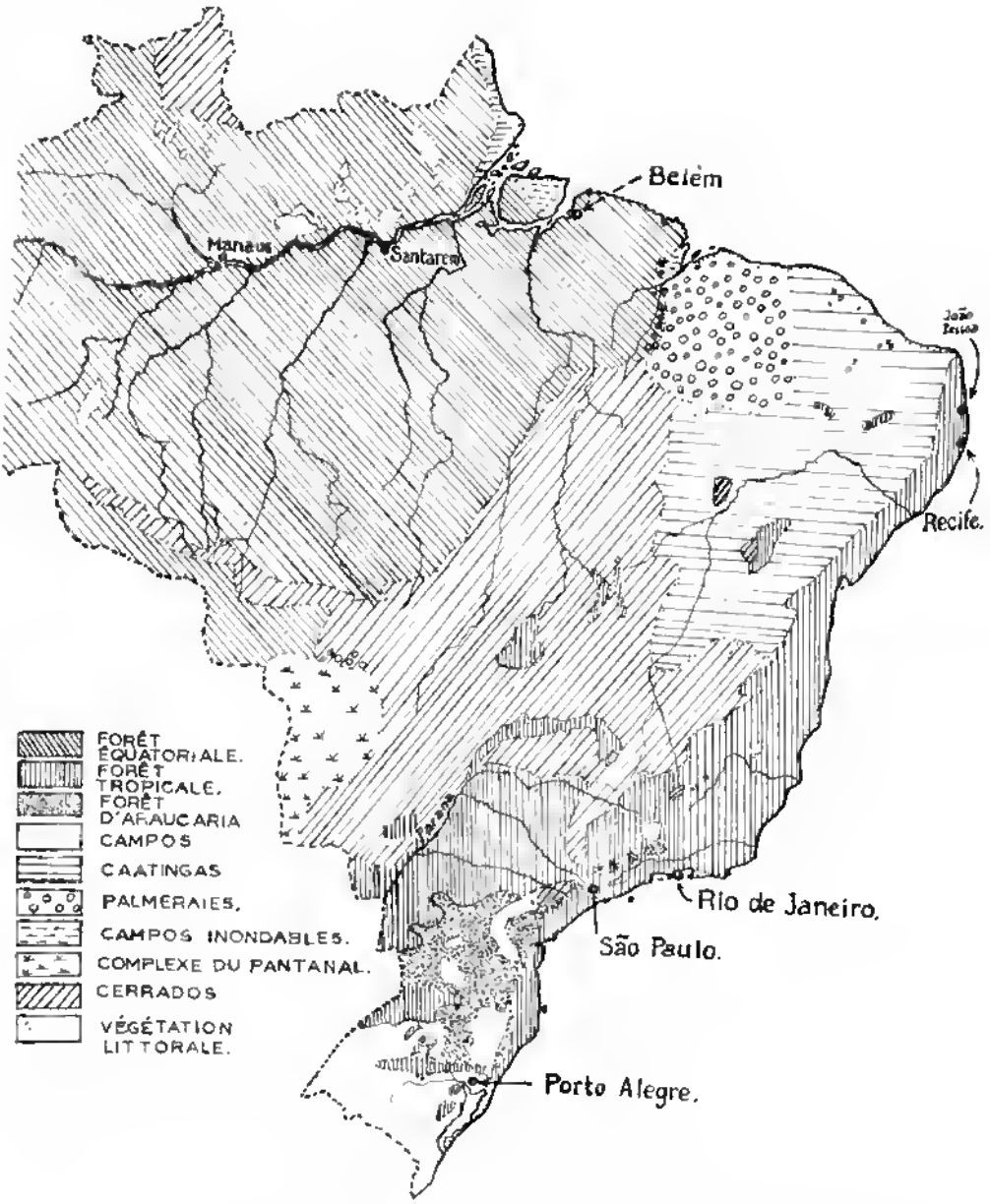


FIG. 1. — Carte des types de végétation du Brésil (d'après la carte publiée par le Conselho Nacional de Geografia). L'Equateur passe sensiblement à la latitude de Belém.

Source : MNHN, Paris

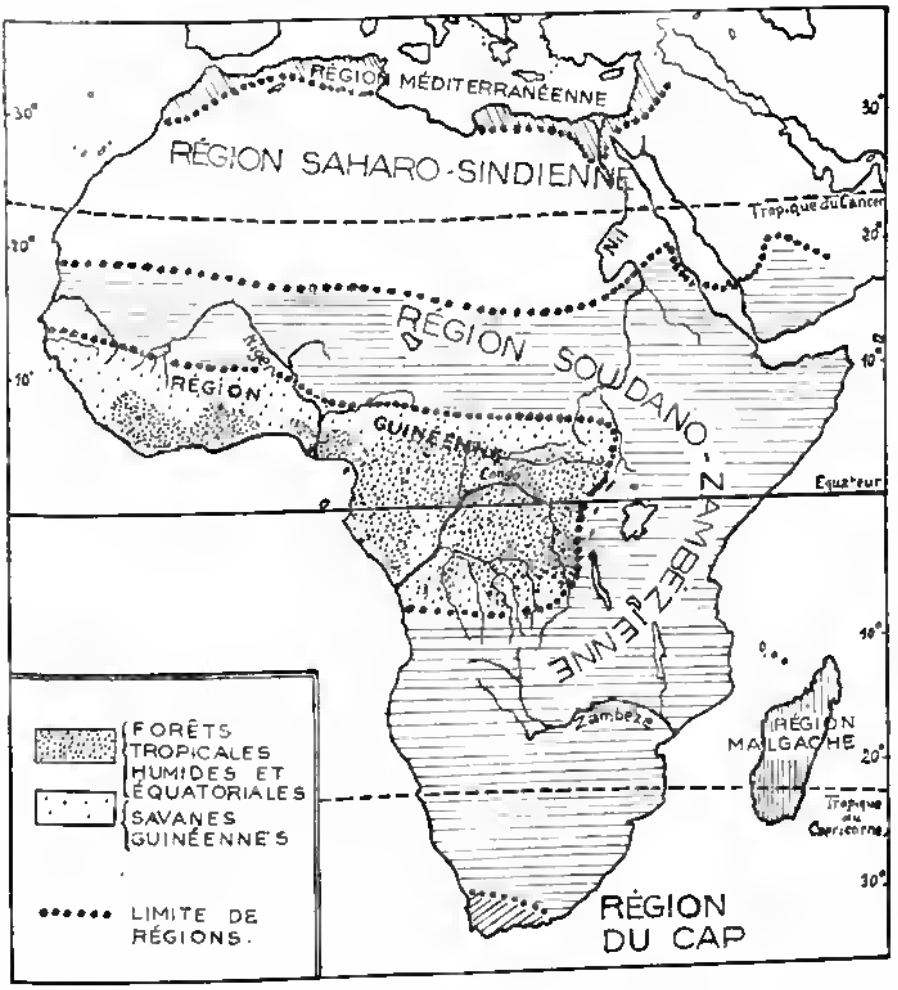


FIG. 2. — Carte botanique de l'Afrique. La subdivision en régions est donnée d'après LEBRUN (1947).

La forêt tropicale humide des Serras côtières du Brésil méridional, réunie parfois aux forêts précédentes sous le nom commun de *rain-forest*, s'en rapproche, tout en offrant des caractères différentiels indiscutables, physionomiques et floristiques.

Les *cerrados* d'Amérique tropicale, — formations herbeuses et arborescentes, — présentent avec les savanes d'Afrique de profondes similitudes, dont nous reparlerons, pendant que des formations boisées sèches,

Source : MNHN, Paris

qualifiées du nom de *cerradão* (1), rappellent indubitablement certaines savanes forestières et forêts claires sèches d'Afrique.

Enfin, les formations arbustives ou arborescentes épineuses, plus ou moins claires, de la *caatinga* du Nord-Est brésilien aride, sont homologues des formations à épineux de l'Afrique sèche.

On notera, cependant, outre les différences physionomiques apportées entre les types de végétation homologues par l'existence de groupes endémiques (cf. le rôle des Cactacées et des Broméliacées dans la *caatinga* brésilienne), une profonde différence dans la disposition géographique de ces types de végétations fondamentaux. A la zonation latitudinale africaine, — particulièrement caractérisée dans l'Ouest africain, — s'oppose en Amérique du Sud, une disposition non zonale essentiellement commandée par le régime des vents ; la *caatinga* s'étend sous des latitudes presque équatoriales, pendant que des forêts tropicales denses et hygrophiles, très riches en épiphytes et en Fougères, se développent, bien plus au Sud, sur les serras côtières exposées aux alizés humides.

Il y a lieu de mentionner ici, dès maintenant, une autre différence qui sépare les paysages de la *caatinga* des formations sahéliennes de l'Afrique ; c'est leur structure, dans l'ensemble, plus fermée, ne comportant pas, en général, de vastes étendues de steppes ouvertes ; différence qui pourrait avoir son origine dans des modalités différentes de l'action anthropique subie par ces deux territoires, — les régions sèches de l'Amérique du Sud n'ayant pas connu, comme celles de l'Afrique, une longue période de vie pastorale nomade.

Enfin, rappelons que les homologies entre les paysages botaniques comparables sont souvent encore accentuées par la présence des espèces vicariantes mentionnées au chapitre précédent, qui ont fréquemment, dans ces paysages similaires, des aspects très analogues.

***

IV. — LES FORÊTS DENSES HUMIDES

Sous ce terme peuvent être englobés deux ensembles forestiers représentés en Amérique du Sud : d'une part, le grand massif forestier équatorial amazonien-guyanais, d'autre part, les forêts tropicales humides, des régions côtières méridionales. Le terme de *tropical rain forest*, au sens large, peut, comme l'a fait Richards (1952, cf. carte de répartition, fig. 2, p. 10) leur être appliqué. En fait, si ces deux ensembles forestiers présentent de profondes analogies (voûte polystrate, sous-bois inférieur peu développé, sans tapis herbacé, lianes nombreuses, etc.), des différences capitales les séparent : différences écologiques d'abord, puisque les forêts côtières du Sud sont liées aux vents humides venant du large, différences physionomiques et floristiques également (taille des arbres, développement inégal de l'épiphytisme et de la flore ptéridologique).

(1) Au pluriel : *cerradões*.

Source : MNHN, Paris

1. Les forêts tropicales humides de la bordure atlantique

Les forêts tropicales humides du Sud, localisées sur une bande suivant le littoral, sont sous l'influence constante des vents humides ; les brouillards y sont fréquents. Le rôle des serras côtières dans les condensations atmosphériques est fondamental ; l'air chargé d'humidité se détend et se refroidit en s'élevant sur leurs pentes et l'eau se condense en pluie ou en brouillard. Il s'agit d'un régime submontagnard typique. Cette humidité constante rend ces forêts particulièrement capables de se régénérer ; certaines montagnes comme celle de Tijuca (près de Rio de Janeiro), qui furent presque totalement déboisées pour la culture, sont à nouveau couvertes de forêt dense (1). Ces forêts tropicales humides des serras côtières présentent un développement parfois extraordinaire des épiphytes (Broméliacées, Cactacées, Gesnéracées, Fougères, etc.). Les Fougères, les *Begonia*, y abondent, en espèces et en individus. Les Fougères arborescentes sont nombreuses, même sur les pentes, en dehors des vallées (alors que dans les forêts denses de l'Ouest africain elles se cantonnent généralement dans les vallées humides). La forêt des pentes de la Serra dos Orgãos compte 17 espèces de *Peperomia* et 10 espèces de *Piper*, genres éminemment hygrophiles. Pour l'ensemble de la Serra dos Orgãos (forêt hygrophile des pentes et crêtes non boisées), Rizzini (1953) cite 1 863 espèces, dont 286 Ptéridophytes, ce qui représente, pour l'ensemble de la montagne, un indice ptéridologique de l'ordre de 15%.

Indépendamment de leurs indices épiphytique et ptéridologique particulièrement élevés (caractère courant dans les forêts de montagne) (2), ces forêts s'individualisent par leurs arbres moins hauts que ceux des forêts équatoriales typiques et par le très faible développement des contreforts ailés, caractères que l'on rencontre également dans les forêts submontagnardes (1 000-1 600 m) de l'Afrique tropicale occidentale.

Par ces derniers caractères, ces forêts des Serras côtières se rapprochent de lambeaux forestiers que l'on trouve çà et là dans l'intérieur (tels que la forêt de Baguassu, sur les plateaux au Nord de São Paulo, dont nous parlerons plus loin à propos de l'origine des *cerrados* de ces régions), mais qui, protégées de l'influence maritime par la barrière montagneuse, sont beaucoup moins riches en épiphytes et en Fougères, et paraissent beaucoup moins stables si l'on en juge par leur très faible extension et le développement des *cerrados* qui semblent issus de leur destruction.

---

(1) Il y a lieu de rendre ici hommage aux interventions, comme celle du major Archer à Tijuca, qui ont permis la reconstitution de certaines de ces forêts, ainsi qu'à l'action éclairée des Services forestiers brésiliens. Un certain nombre de ces forêts sont actuellement érigées en réserves.

(2) Dans les monts Nimba, inclus dans le domaine de la forêt dense, en Afrique occidentale, nous avons, en ce qui concerne également la flore vasculaire, constaté dans les forêts de montagne (1 200-1 600 m), un indice ptéridologique de 18 à 26% et un indice épiphytique de 31 à 33%. Aux basses altitudes, l'indice ptéridologique n'était que de 10% dans les forêts mésophiles des pentes moyennes, mais s'élevait à 14% dans certaines forêts plus hygrophiles (forêts ombrophiles à *Tarrietia*) et à 18% dans les forêts ombrophiles de vallées.

Source : MNHN, Paris

2. La forêt équatoriale amazonienne

La forêt dense amazonienne possède les caractères classiques des forêts équatoriales : grands arbres, fréquence des contreforts ailés, abondance des lianes. Malgré la taille importante que peuvent y atteindre ses plus grandes essences, nous n'avons rencontré, ni en basse Amazonie ni dans la région de Manaus et de Santarem, de géants comparables à certains grands arbres de la forêt humide de Côte d'Ivoire ; le développement des contreforts paraît aussi, dans les forêts (même intactes) que nous avons visitées, nettement moindre que dans les forêts que nous avons eu l'occasion de parcourir dans l'Ouest africain. Des remarques comparatives identiques avaient été formulées déjà par d'autres botanistes (1).

La biologie de la sylve amazonienne est profondément dominée par la structure géomorphologique du territoire et son régime hydrographique. Plus que les faits climatiques interviennent, dans le bassin amazonien, la hauteur du sol au-dessus du fleuve et le niveau des crues, pour différencier les groupements floristiques de la forêt. Rappelons la classification communément admise par le langage courant, et reprise par les botanistes :

Forêts d'*igapos* : forêts marécageuses, à sol constamment imprégné d'eau et plus ou moins boueux ; ces forêts sont remarquables par la présence d'arbres à échasses (*Symphonia globulifera, Virola surinamensis, Socratea exorhiza*), l'abondance des épiphytes (*Carludovica, Marcgravia*, Fougères, Bryophytes) et des Fougères.

Forêts de *varzéa* : à sol submergé en période de crues seulement.

Forêts de *terra firme* : jamais inondées par les crues.

Cette classification est essentiellement justifiée par l'ampleur que revêtent, en Amazonie, grâce au régime hydrographique, les deux premiers de ces types forestiers, homologues de forêts marécageuses et de forêts ripicoles inondables qui, en Afrique tropicale, occidentale notamment, n'ont qu'une superficie souvent négligeable par rapport à celle des forêts de terre ferme.

L'homologie est profondément saisissante entre les forêts d'*igapos* et certaines forêts marécageuses africaines : arbres à échasses, Fougères, Marantacées à larges feuilles, abondance des épiphytes. Au *Symphonia*

(1) Ducke et Black (1954, p. 15), écrivent : « Na maior parte da hiléia, a mata pluvial exibe a exuberancia clássica das florestas equatorlais em plenitude, porém as arvores ficam longe das grandes dimensões de certas espécies da India e da Africa Ocidental Tropical, e muito mais longe das gigantescas Coniferas e *Eucalyptus* de climas temperados. A altura média das grandes árvores que compõem a abóbada da floresta amazônica pode ser avaliada em 30 a 40 metros ; em alguns lugares ela é maior... ; em muitos outros ela é menor... ». En Guyane, Bena (*Bois et F. des Trop.*, 1949), tout en mentionnant que certains arbres atteignent 50 m, signale que les diamètres de plus de 1 m sont rares. Il est hors de doute que la taille des arbres est susceptible de varier avec les conditions écologiques locales, et une comparaison entre l'Afrique et l'Amérique ne peut être effectuée que pour des forêts vivant dans des conditions homologues.

Source : MNHN, Paris

gabonensis d'Afrique correspond le *Symphonia globulifera* (1), qui a un port très semblable. Les forêts d'*igapos* de l'Amazonie sont, par leur physionomie générale, et leur écologie, très proches de la grande forêt marécageuse de l'Agnéby, en basse Côte d'Ivoire.

Nous avons eu l'occasion de voir diverses portions intactes de la forêt amazonienne, tant en basse Amazonie (où nous avons parcouru la trouée qui venait d'être faite dans la sylve, vierge sur de grands espaces, en vue de la construction de la route de Belém à Brasília) que dans la région de Manaus. L'abondance des lianes y est parfois considérable. Les épiphytes par contre, en dehors des régions basses humides, y sont peu nombreux : *Philodendron*, quelques Fougères, quelques Broméliacées, etc. Rien de comparable à la luxuriante végétation épiphytique des forêts tropicales des Serras côtières méridionales. Les Fougères terrestres sont peu nombreuses. Dans la région de Manaus, nous n'avons récolté que trois ou quatre espèces de Fougères terrestres dans les forêts à sol non humide que nous avons parcourues. La liste publiée par Cain, Oliveira Castro, Murça Pires et Da Silva (1956) pour une forêt de terre ferme de la région de Belém, en basse Amazonie, fait apparaître, pour un total de 215 espèces, un indice ptéridologique de 4,6% (11 espèces) et un indice épiphytique de 8,8% (19 espèces), chiffres bien plus bas que pour les forêts tropicales humides des serras côtières. Par leurs indices ptéridologique et épiphytique bas, ces forêts se rapprochent des forêts mésophiles (2) de l'Afrique tropicale (ou forêts denses humides semi-caducifoliées, suivant la terminologie adoptée au Colloque de Yangambi), qui représentent le terme le moins hygrophile de la sylve tropicale humide (3).

(1) Les rapports taxinomiques de la forme africaine et de la forme américaine ont été conçus de façon diverse par les différents auteurs : identité, variétés distinctes, espèces différentes. Dans la deuxième édition de la *Flora of West tropical Africa* (1954), Keay admet l'identité des deux plantes.

(2) Au sens donné à ce terme par Mangenot, Miège et Aubert (1948), et par Schnell (1950).

(3) Les Mousses également, sont peu nombreuses dans les forêts de ces régions d'Amazonie, sauf, bien entendu, dans les vallées humides et les bas-fonds marécageux *(igapos)*. On peut ici rappeler les conclusions formulées par Herzog (Th.) (Geographie der Moose, Iena, 1905, p. 55) : « Man kann die Hochwälder der Amazonasniederungen, des Kongo und der Malaya geradezu als moosarm bezeichnen und sie stehen trotz einer durchschnittlichen Regenhöhe von 2 m im Jahre auffällig zurück sowohl hinter der Artenzahl wie auch Masse der Moose in unseren europäischen Mittelgebirgen mit weit geringeren Regenmengen (60-150 cm), ja selbst hinter der vielen Auen- und Bruchwälder der norddeutschen Tiefebene. » Par ce caractère, les forêts sur sable de ces régions d'Amazonie se différencient profondément des forêts tropicales humides des serras côtières du Sud du Brésil, où les Mousses — comme les Fougères et de nombreuses espèces hygrophiles, terrestres et épiphytes — abondent. On peut citer aussi à ce propos, l'opinion de Szymkiewicz (D.) (Etudes climatologiques. XI. Les Mousses comme l'indice de l'humidité de l'air. *Act. Soc. Bot. Polon.*, 1927, IV, n° 2) : « Le climat le plus humide pour l'homme, c'est le climat des grandes forêts tropicales, où l'air est fortement chargé d'humidité. L'homme évapore dans ces contrées relativement peu d'eau, moins que partout ailleurs. Les végétaux, au contraire, y perdent plus d'eau que dans les régions forestières de la zone tempérée, quoique moins que dans les régions steppiques et désertiques. La cause de ce phénomène étrange réside dans la température élevée, qui fait monter l'indice d'évaporation en dépit de la grande tension de vapeur dans l'atmosphère. Les Mousses fournissent ici des indications très précieuses sur le caractère du climat : elles sont rares, malgré l'extrême abondance des pluies... On voit ainsi qu'il existe une corrélation très nette entre l'indice d'évaporation et la végétation des Mousses. »

Source : MNHN, Paris

La pauvreté en épiphytes et en Fougères des forêts de terre ferme que nous avons parcourues dans les régions de Belém et de Manaus paraît liée à deux causes, l'une édaphique, l'autre climatique.

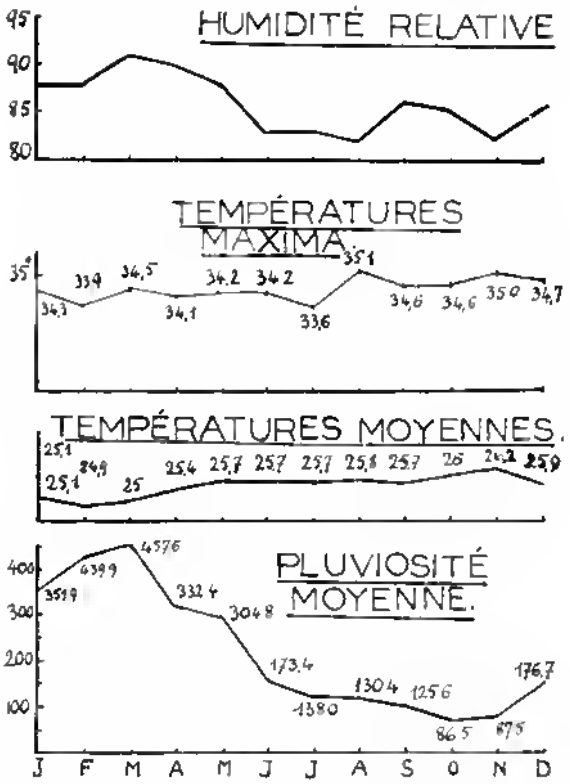


Fig. 3. — Diagrammes climatiques de Belém (Etat de Para) en basse Amazonie (établis d'après les chiffres publiés par le Service météorologique du Brésil). Le second diagramme indique les maxima thermiques absolus.

Les sols sont souvent à large prédominance sableuse, voire entièrement sableux, — d'où un faible pouvoir de rétention pour l'eau et une dessication facile. L'importance du facteur édaphique apparaît nettement dans la sylve africaine, notamment en basse Côte d'Ivoire, où, côte à côte, sous un même climat, et au même niveau, vivent, sur des sols très argileux issus de schistes, une forêt très hygrophile, à *Tarrietia utilis* et *Mapania*, avec de nombreuses Fougères, et sur des sols à soubassement sableux une forêt nettement moins hygrophile, à indices ptéridologique et épiphytique plus bas (1). Des faits identiques se retrouvent dans les

(1) Le rôle du soubassement édaphique dans le déterminisme de ces types forestiers a été mis en évidence par Mangenot, Miège et Aubert (1948).

Source : MNHN, Paris

monts Nimba (Guinée), où la forêt hygrophile à *Tarrietia* et *Mapania*, très riche en épiphytes, en Fougères, en Mousses, occupe des fonds de vallée à soubassement schisteux (1).

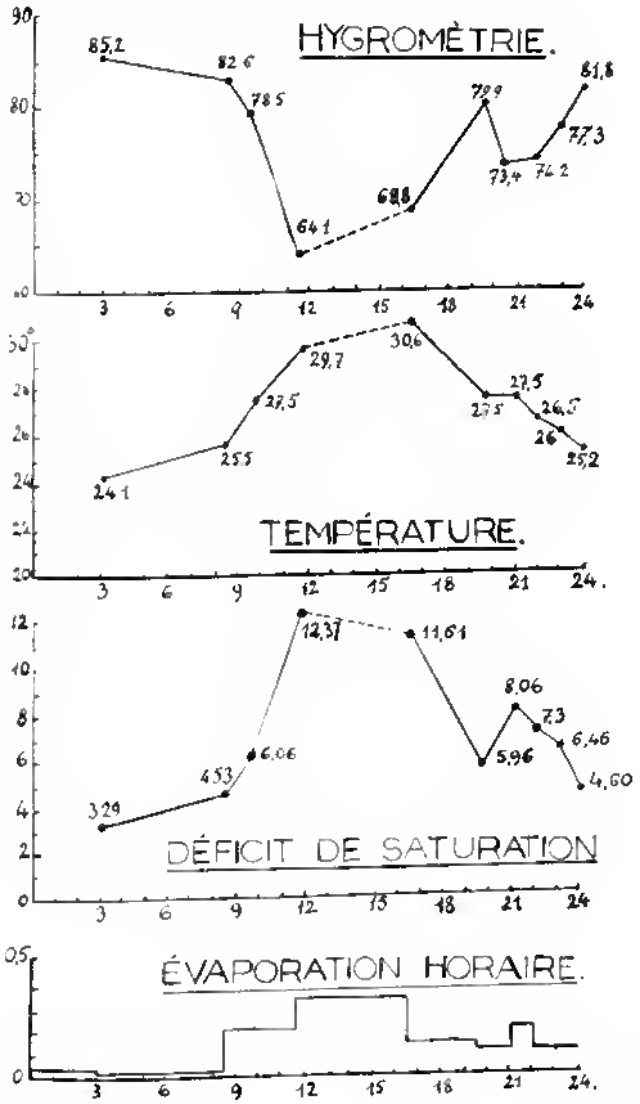


FIG. 4. — Variation de l'hygrométrie, de la température de l'air, du déficit de saturation (en mm) et de l'évaporation horaire à Belém (basse Amazonie), en terrain découvert, au cours de la journée du 26 septembre 1958. L'évaporation est celle d'une rondelle de papier filtre de 3 cm de diamètre (surface évaporante de 1 300 mm²).

(1) SCHNELL (R.), 1952, p. 160.

Source : MNHN, Paris

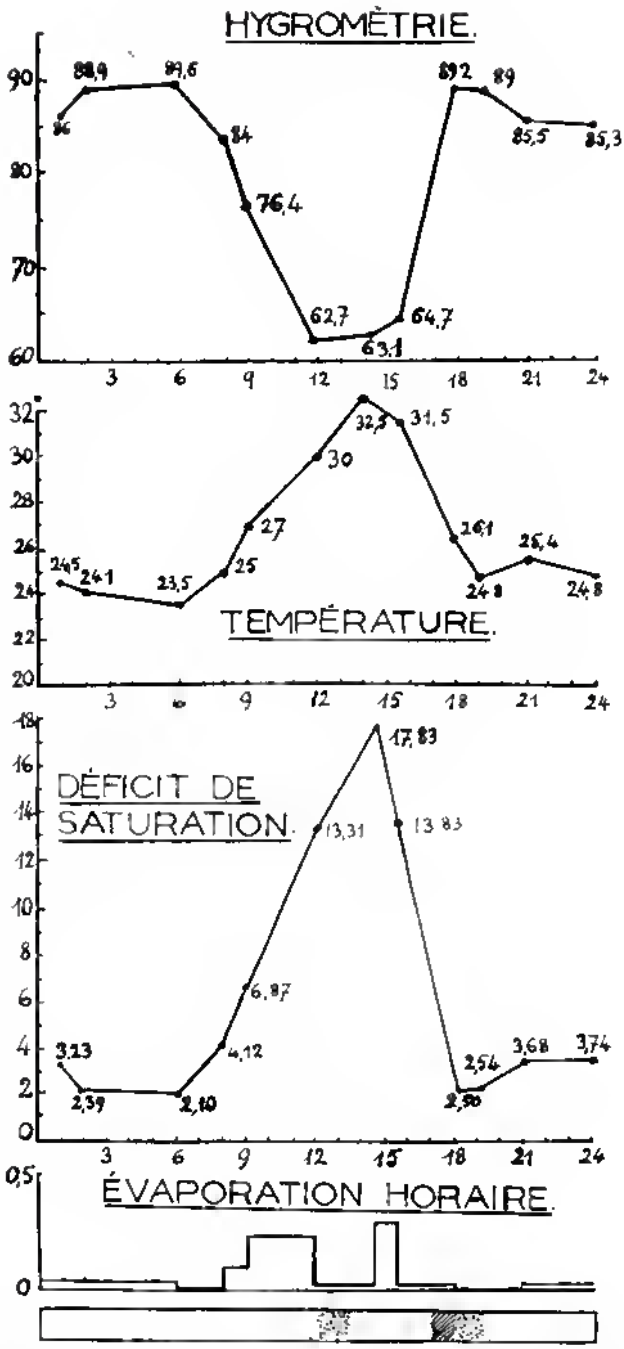


Fig. 5. — Variations de l'hygrométrie, de la température, du déficit de saturation et de l'évaporation horaire à Belém (basse Amazonie), en terrain découvert, au cours de la journée du 27 septembre 1958. Les déficits de saturation sont donnés en mm de mercure. En bas sont figurés la nébulosité supérieure à 50 % (pointillés) et la pluie (hachures).

Source : MNHN, Paris

Par ailleurs, on note, en Amazonie, dans les régions déboisées, des phénomènes de flétrissement parfois intenses, liés à la fois à l'intensité de l'évaporation et à la rapide dessication du sol à faible pouvoir de rétention hydrique. Nous en avons observé de nombreux cas chez des arbustes et de petits arbres de la végétation secondaire basse, dans la région de Belém. A Santarem, dans les espaces déboisés, certains arbres étrangers à la flore naturelle (tels qu'*Artocarpus incisa*) manifestent également, au milieu de la journée, une très sensible perte de turgescence de leurs feuilles. Dans les *bush* et les forêts sèches basses des collines rocailleuses de la région de Santarem, les feuilles des *Miconia* (Mélastomacées arbustives) sont, au milieu de la journée, pendantes par manque de turgescence.

L'opinion a été, à juste titre, émise par divers auteurs, et notamment par A. T. Guerra (*Rev. Bras. Geogr.*, 1952, p. 419), que la forêt amazonienne est étroitement conditionnée par l'humidité de son sol.

Dans la région de Belém, en terrain découvert, nous avons constaté, par des journées ensoleillées de la saison sèche, des déficits de saturation qui atteignaient 11 à 17 mm entre 12 heures et 15 h 30, pendant que l'évaporation horaire pouvait s'élever au même moment à des valeurs de l'ordre de 0,2 à 0,34 cm^3.

A Santarem, des déficits de saturation assez importants peuvent exister en terrain découvert au milieu de la journée ; il se pourrait que ces conditions climatiques, s'ajoutant au faible pouvoir de rétention hydrique des sols sableux lorsqu'ils sont dénudés et lessivés, jouent un rôle important dans le grand développement atteint dans cette région par les clairières de *cerrados*. Nous citerons ici deux mesures qui illustrent les variations de l'humidité climatique dans cette région. Les mesures sont faites à Santarem, à quelques dizaines de mètres du Rio Tapajoz (la température et l'humidité relative sont mesurées au psychromètre-fronde) :

1er octobre 1958, 14 h 30, par temps ensoleillé :

Température de l'air : 34°0.
Humidité relative : 51,5.
Déficit de saturation : 21.

Même jour, 23 h :

Température de l'air : 29°0.
Humidité relative : 71.
Déficit de saturation : 9,6.

Mentionnons aussi quelques mesures faites dans une forêt de *terra firme*, sur les rives du Rio Negro, au Nord-Ouest de Manaus, par temps très ensoleillé, le 10 octobre 1958 :

Source : MNHN, Paris

		Température de l'air à 1,50 m	*Température sous la litière de feuilles*	*Température du sol à 1 cm de profondeur sous l'herbe*	*Hygrométrie*	*Déficit de saturation*
9 h 30	Forêt intacte	27,8	27,2		82	5,5
11 h	Forêt intacte	28,1			83	5,3
11 h	Terrain débarsé	33,2		33,2	57	18,4

Le sol de cette forêt est à une vingtaine de mètres au-dessus du fleuve. La litière de feuilles, assez développée, lui permet de conserver une humidité appréciable. Les arbres atteignent une vingtaine de mètres, et dépassent rarement 60 cm de diamètre. Dans la strate arborescente, on note : *Caryocar*, *Couratari*, *Inga* spp., ? *Tovomita*, etc. ; dans le sous-bois : *Adiantum*, *Trichomanes*, *Selaginella*, *Schizæa elegans*, *Maieta guianensis*, etc. Lianes et épiphytes : *Abuta concolor*, *Bauhinia*, *Marcgravia*, *Philodendron* spp. *(P. distantilobum)*, *Heteropsis*, *Trichomanes* sp.

Un groupement inondable particulièrement remarquable est constitué par les peuplements d'*Eugenia inundata* (1). Cette Myrtacée constitue, sur les berges sableuses, des buissons parfois clairsemés et ne dépassant pas quelques dizaines de centimètres de hauteur, et, plus loin de la rive, des forêts basses, à voûte continue, haute de quelques mètres, où elle peut être associée à quelques autres espèces ligneuses, telles que *Dalbergia inundata*, et à une Lécythidacée de plus grande taille qui constitue une strate supérieure discontinue. Ces forêts inondables basses, sont souvent exploitées : les grands arbres sont abattus, et seule subsiste la strate arborescente inférieure, de sorte que la forêt prend l'aspect d'un taillis âgé.

***

V. — LES VARIATIONS ANCIENNES DES FORÊTS TROPICALES HUMIDES

Une idée couramment admise est celle de la grande ancienneté des forêts tropicales humides, dont la longue évolution se serait poursuivie sur de vieux boucliers précambriens particulièrement stables (2), aboutissant à la très riche diversification de leurs *taxa* et aux adaptations remarquablement accentuées et convergentes des structures morphologiques.

Pourtant ces forêts ont subi, tant dans l'Ancien Monde que dans le Nouveau, d'indiscutables vicissitudes, liées aux épisodes paléoclimatiques et paléogéographiques. Les alternances de périodes pluviales et xérothermiques du Quaternaire africain ont certainement vu des oscillations

(1) Il peut être intéressant de mentionner ici qu'en Afrique, sur les rives du Congo, existe une végétation ligneuse inondable comportant également un *Eugenia*, associé à diverses autres espèces (renseignement obligeamment communiqué par M. Korchilin (J.).

(2) Mangenot (G.). Remarques sur l'*Hylæa* dans le monde (*Academia brasileira de Ciencias*, 1958, 30, pp. 83-90).

Source : MNHN, Paris

latitudinales de la limite de ces forêts. Dans l'Ouest africain, les dépôts quaternaires anciens de la Mauritanie (région actuellement sub-désertique) ont livré des graines de *Celtis*, genre qui, actuellement, est localisé en Afrique à des latitudes bien plus méridionales, sous des climats plus humides (1). Inversement, les lambeaux de cuirasse ferrugineuse que l'on rencontre dans le domaine de la forêt dense humide jusqu'en basse Côte d'Ivoire, ont été interprétés, à la suite de SCAETTA, par divers auteurs, comme des témoins d'un climat ancien plus sec, lors d'une phase xérothermique. Effectivement, il ne semble pas qu'il se forme actuellement de telles cuirasses sous la forêt tropicale humide. Ces lambeaux constitueraient des paléosols. Leur localisation fréquente sur de petits plateaux paraît indiquer qu'il s'agit de vestiges d'un ancien niveau (ou parfois de plusieurs), progressivement réduit par l'érosion régressive (2).

Si, comme on le suppose couramment, les cuirasses ne peuvent s'individualiser que sous un climat xérothermique (3), l'existence de tels climats lors de phases anciennes de l'histoire du domaine forestier actuel permet de penser que la forêt tropicale humide a subi de profondes régressions au profit de formations végétales plus sèches. Le problème se pose des limites alors atteintes par la forêt dense humide et des « refuges » qui ont pu l'abriter jusqu'à la phase pluviale suivante, qui lui permit une nouvelle extension.

Se basant sur le tracé actuel de la lisière Nord de la forêt dense humide ouest-africaine, qui, commandée par les isohyètes pluviométriques, s'incurve profondément en V vers le Sud au niveau du pays baoulé, on peut supposer que, accentuant cette tendance, cette forêt a pu, lors des phases xérothermiques, se fragmenter en deux massifs distincts, de part et d'autre du V baoulé, qui serait venu alors atteindre la côte du golfe de Guinée. Entre ces deux massifs forestiers se seraient étendues des formations boisées plus ou moins xérophiles. L'idée d'une telle fragmentation en deux massifs de la forêt dense ouest-africaine a anciennement été soutenue par R. PORTÈRES (4).

---

(1) Plaident dans le même sens pour une extension ancienne plus grande de la flore forestière humide les stations actuelles de certaines espèces forestières hygrophiles au sein d'une végétation moins hygrophile : espèces de forêt dense humide dans certains ravins du Fouta-Djallon, présence de *Tarrietia utilis*, essence éminemment hygrophile, dans une forêt marécageuse relique près de Beuty, parmi les savanes de Basse Guinée. De façon comparable, *Erythrophleum guineense* (Césalpinée) arbre des forêts semi-humides du domaine guinéen, possède en plein domaine soudanien, au Nord du massif de Kita, une station paraissant elle aussi un témoin d'une extension septentrionale de cette espèce sous un climat plus humide, et ayant pu subsister malgré le dessèchement récent grâce à des conditions locales favorables. Ce peuplement a été découvert et étudié par JAEGER (P.).

(2) SCHNELL (R.). *Comptes rendus Soc. Biogéogr.*, 1948, n° 214, p. 36.

(3) Il importe de souligner qu'il ne s'agit là que d'une hypothèse, certes couramment admise par de nombreux auteurs, mais que l'observation directe du phénomène, malgré l'opinion émise par certains, n'a pas permis de préciser. Cette hypothèse revêt cependant une probabilité appréciable, étant étayée par la répartition actuelle des cuirasses dans des régions à saison sèche accentuée, par l'absence de cuirasses manifestement récentes sous la forêt tropicale humide et par le caractère apparemment fossile des lambeaux de cuirasse du domaine forestier humide. La carte du cuirassement dans l'Ouest africain, récemment publiée par MAIGNIEN (R.) (Le cuirassement des sols en Guinée, 1958), montre que ces phénomènes d'induration se localisent dans des régions extérieures à la forêt dense humide.

(4) PORTÈRES (R.). *Annales Agricoles de l'Afr. occ. fr. et étr.*, 1937, 1, 1, p. 73.

Source : MNHN, Paris

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

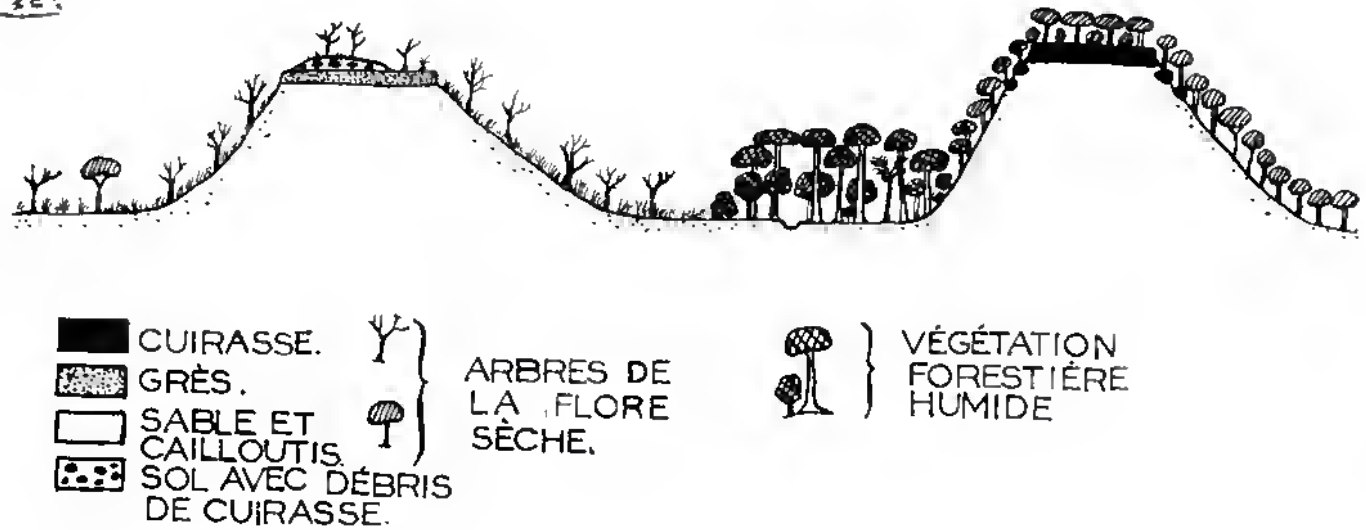


FIG. 6. — Profil de buttes-témoins se trouvant dans les clairières de *cerrados* de la région de Santarem (Amazonie). En noir : la cuirasse. Sur la colline de droite : relique de forêt sèche basse. A gauche : *cerrado*. Le soubassement (grès ?) sur lequel repose la cuirasse de la colline de droite n'a pu, faute d'affleurement, être observé.

Source : MNHN, Paris

Il est possible que cette régression de la forêt humide lors des périodes xériques ait été très considérable. Peut-être cette sylve, lors de certains épisodes particulièrement secs, s'est-elle cantonnée dans des refuges édaphiques, tels que : vallées humides, régions à soubassement schisteux (1), où le sol plus argileux possédait un plus important pouvoir de rétention vis-à-vis de l'eau.

Ultérieurement, lors d'une nouvelle phase climatique humide, la forêt aurait repris une nouvelle extension vers des latitudes plus hautes.

Il est indiscutable que, lors d'une telle reconquête par la forêt humide, la vitesse de dispersion des espèces, — fonction de la structure de leurs diaspores, — n'a pas été la même. Si certaines, notamment celles pourvues de diaspores anémochores, ont pu reconquérir rapidement leur aire écologique possible, d'autres ont pu être en retard sur elles dans cette progression. Peut-être est-ce ainsi que pourraient s'expliquer certaines anomalies de répartition, telles que l'absence (2) de *Lophira alata* Banks (*L. procera* A. Chev.) dans les forêts de l'hinterland de Tabou (Côte d'Ivoire), qui sembleraient pourtant un milieu favorable à cette espèce, — dont il y a lieu de souligner par ailleurs, qu'elle possède des diaspores ailées, favorables à leur dissémination. Peut-être aussi est-ce par de telles inégalités dans les migrations que doit s'expliquer le fait que certaines espèces de la forêt de Côte d'Ivoire, comme l'a signalé MANGENOT, n'existent que d'un côté ou de l'autre du fleuve Sassandra. *Chidlowia sanguinea* (Césalpiniée), *Mussaenda erythrophylla* (Rubiacée), etc, n'existent qu'à l'Ouest du Sassandra.

L'existence de barrières chorologiques constituées par de grands fleuves a été signalée en diverses régions. Le fleuve Congo marque la limite de répartition de certaines espèces, qui n'existent que sur l'une de ses rives.

L'énorme barrière que constitue, avec ses innombrables bras, le fleuve Amazone, paraît avoir été un obstacle particulièrement actif à la dispersion des espèces. Certains auteurs ont cité des espèces communes au Brésil central, qui, dans l'état des connaissances acquises, ne sont connues que sur la rive droite de l'Amazone et ne paraîtraient pas exister sur la rive gauche (3) ; d'autres espèces ont été signalées comme n'existant que sur la rive gauche : *Ravenala guyanensis, Lonchocarpus sericeus, Tephrosia leptostachya, Begonia guyanensis, Dracontium poly-*

(1) Comme certaines régions de la basse Côte d'Ivoire. L'existence actuelle de quelques spécimens de *Tarrietia utilis* (Sterculiacée), essence éminemment hygrophile (et caractéristique des forêts les plus humides de la basse Côte d'Ivoire), dans une forêt de bas-fonds marécageux de la région de Benty (basse Guinée), illustre la réalité de ces refuges édaphiques.

(2) Signalée par AUBRÉVILLE (*Fl. for. Côte Iv.*, II, p. 272). On pourrait aussi, en reprenant les vues judicieusement exposées par LETOUZEY à propos du Cameroun, se demander si l'absence de *Lophira* dans ces régions, ne serait pas due à l'absence de défrichements qui auraient pu permettre l'intrusion de cette espèce héliophile.

(3) Il est, de ce fait, d'autant plus remarquable de constater la présence dans les clairières de *cerrados* Nord-amazoniennes, (telles que les *cerrados* de Monte Alegre), d'espèces xéromorphes existant également dans les cerrados du Planalto Central et du Sud du Brésil. Nous en reparlerons.

Source : MNHN, Paris

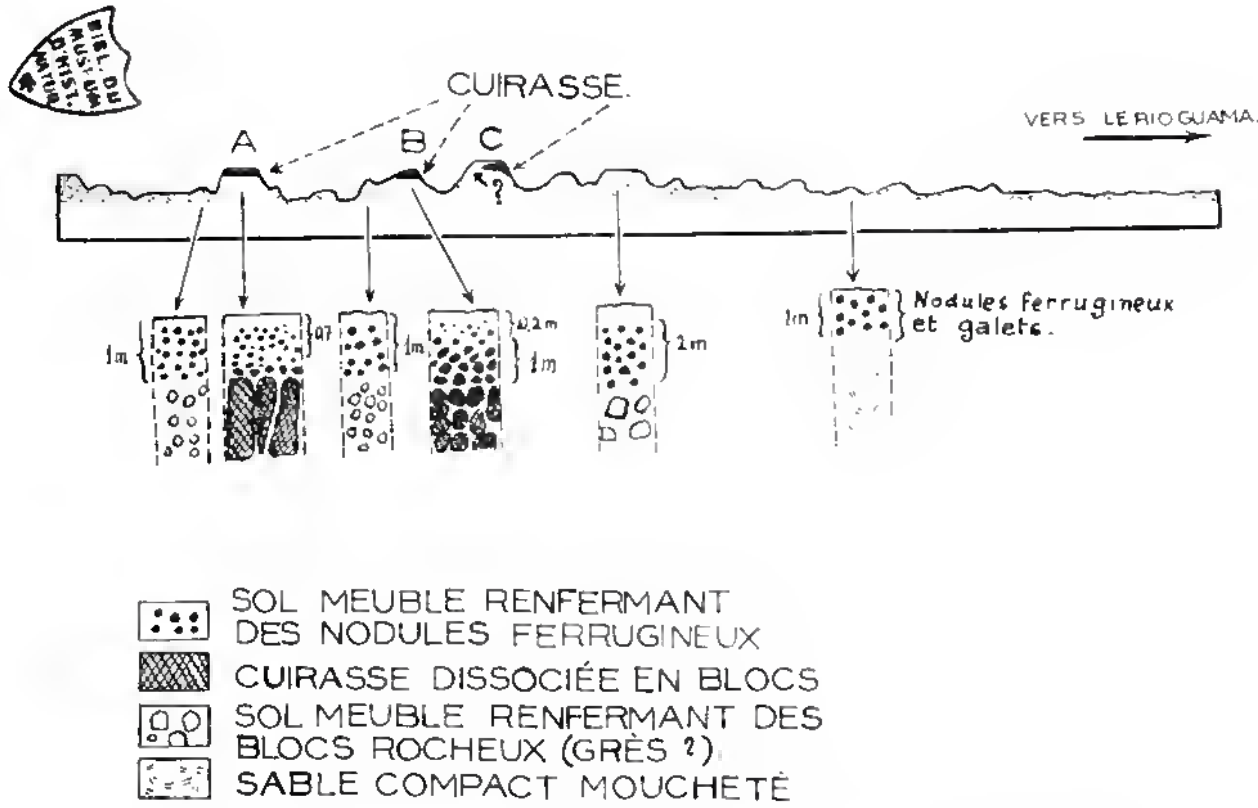


Fig. 7. — Profil schématique des plateaux situés au Sud-Est et au Sud du Rio Guama. Le profil, établi suivant un parcours sinueux, s'oriente approximativement Sud-Nord au Sud-Est-Nord-Ouest (de la gauche vers la droite). Sur les plateaux A, B et C : haute de cuirasse fissurée et plus ou moins dissoclée en blocs (figurée en noir). En pointillé fin : sols meubles, pour la plupart sableux. L'altitude des plateaux A, B et C est de l'ordre de 80 mètres, approximativement. Toute cette région est couverte de forêt dense, avec des enclaves de végétation secondaire.

Source : MNHN, Paris

phyllum, etc. Si de telles répartitions, que des prospections ultérieures permettent de compléter ou confirmer progressivement, se vérifiaient pour certaines espèces, elles constitueraient indiscutablement un argument biogéographique fort important.

Des variations comparables à celles de la forêt humide ouest-africaine paraissent bien avoir affecté également la forêt amazonienne. Les géologues admettent que la plaine sableuse qu'elle occupe actuellement dans la large vallée du grand fleuve, était occupée, au Tertiaire, par une mer. Des dépôts marins miocènes ont été identifiés en basse Amazonie. Un banc sédimentaire blanc que les très basses eaux de l'année 1958 nous ont permis d'observer dans le lit de l'igarapé Tarumanzino, affluent du Rio Negro, au Nord-Ouest de Manaus, pourrait avoir la même signification. On peut donc penser que la grande forêt est relativement récente (fin du Tertiaire) sur son emplacement actuel dans la dépression amazonienne. Par contre, la grande sylve tropicale humide pourrait avoir existé depuis des époques très anciennes sur les vieux boucliers tels que le socle guyanais. Ce serait peut-être à partir de cette ancienne forêt guyanaise que se serait, au moins en partie, effectué le peuplement de la dépression amazonienne au fur et à mesure de son comblement par les sables.

L'existence de lambeaux, vraisemblablement anciens, de cuirasses ferrugineuses en certains points de la forêt tropicale humide de l'Ouest africain nous avait amené à rechercher si des faits comparables — autorisant peut-être des essais hypothétiques d'interprétation homologues — se rencontraient dans la forêt amazonienne.

De telles cuirasses avaient déjà été signalées en quelques points. Teixeira Guerra (1952) en avait fait une excellente étude, et avait alors pensé pouvoir conclure à leur formation récente sous la forêt équatoriale.

La construction, en basse Amazonie, de la route Belém-Brasilia, nous a donné le privilège de voir, dans les tranchées tout récemment creusées, des profils de sols intacts. Au cours d'une randonnée effectuée le long de ce nouveau tracé, au Sud du Rio Guama, en compagnie de M. W. Egler, Directeur du Musée Gœldi, il nous a été possible d'étudier les sols sous la forêt amazonienne, et notamment sous des portions intactes de celle-ci.

Aux abords même du Rio Guama, où l'altitude est très faible, les sols sont sableux, soit blancs, soit beiges. Parfois on trouve à leur surface des débris arrondis de roche ferrugineuse du type des cuirasses et très manifestement allogènes, souvent mêlés à des galets. Dans les fonds vivent des forêts d'*igapos*, à sol constamment imprégné d'eau ; sur les ondulations du sol, on trouve par contre des forêts de *terra firme*. Plus au Sud, ce modelé ondulé se poursuit, mais l'altitude des ondulations s'élève ; celles qui atteignent environ 80 mètres, sont planes, constituant apparemment les vestiges d'un ancien plateau entaillé par les *igarapés* (affluents) ; sur ces petits plateaux, le sol meuble recouvre un niveau, d'altitude à peu près constante, constitué par un banc subhorizontal de cuirasse ferrugineuse. Cette cuirasse, très dure, est profondément fissurée, couramment débitée en gros blocs restés en place. Elle paraît bien être

Source : MNHN, Paris

ancienne, et en cours de dégradation par le jeu de l'érosion, sous le régime pluviothermique actuel.

Sa localisation sur les vestiges d'un plateau, sa dégradation, l'absence de cuirasses en formation actuelle dans cette région, sont autant de raisons pour penser que cette cuirasse s'est individualisée sous un climat ancien différent du climat actuel. Si nous reprenons les interprétations envisagées par Scaëta et par d'autres, pour les lambeaux de cuirasses de la forêt humide ouest-africaine, nous pouvons, hypothétiquement, supposer que cette cuirasse des plateaux amazoniens se serait formée sous un climat ancien plus ou moins xérothermique, antérieur au régime forestier actuel, et sous lequel aurait pu se réaliser une extension considérable d'une flore ancienne plus sèche, dont est peut-être issue la flore actuelle des *cerrados* brésiliens. Nous aurons l'occasion, à propos de ceux-ci, d'envisager cette question sous l'angle phytogéographique.

D'autres vestiges de cuirasse, en place, existent en Amazonie :

— A Belém, la tranchée du canal d'adduction d'eau met en évidence, à une altitude faible, inférieure à celle de la cuirasse précédente, et de l'ordre de 15 mètres (1), un banc de cuirasse également très fissurée et souvent débitée en blocs ;

— A Santarem, sur le terrain de la F. A. O., occupant un petit plateau dominant le Rio Tapajoz, une cuirasse se trouve à une altitude d'environ 20 mètres ;

— Au Sud de Santarem, le petit plateau sommital de la colline appelée Serra da Cruz, à 100 mètres d'altitude environ, est recouvert d'une cuirasse en place, dont le rebord en corniche se fissure et se débite en blocs qui s'écroulent sur les pentes.

Il y aurait intérêt à ce que soit recherchée l'existence d'autres lambeaux de cuirasse dans la région amazonienne, et que leur altitude soit précisée. Dès maintenant, il semblerait que deux niveaux à cuirasse existent dans les régions étudiées : un niveau situé à quelques mètres seulement au-dessus du fleuve et un autre à 70-100 mètres environ. Si ce résultat devait être confirmé, on pourrait y voir les témoins de deux niveaux anciens différents, correspondant à deux épisodes hydrographiques et peut-être climatiques anciens. On aurait ainsi un homologue de structures déjà décrites en d'autres pays tropicaux, tant aux Indes (où existent des latérites de plateaux et des latérites de vallées) qu'en Afrique occidentale (où la chaîne du Nimba a conservé trois niveaux superposés, chacun pourvu d'une cuirasse ferrugineuse) (2).

Quoi qu'il en soit, ces lambeaux de cuirasse sous la forêt amazonienne constituent, sinon des preuves, du moins des arguments permettant de considérer comme vraisemblable au moins une phase ancienne à végétation moins hygrophile.

---

(1) Ces altitudes ne sont données qu'avec une approximation de quelques mètres, et devront être précisées par des mesures plus exactes.

(2) Leclerc, Lamotte et Richard-Molard. *Comptes rendus Ac. Sc.*, 9 mai 1949, CCXXVIII, pp. 1510-1512.

Source : MNHN, Paris

***

VI. — LES CLAIRIÈRES DE LA FORÊT AMAZONIENNE ET DE LA FORÊT HUMIDE OUEST-AFRICAINE

De grandes clairières herbeuses, parsemées de petits arbres tortueux en peuplement plus ou moins dense, interrompent localement la grande sylve amazonienne. Elles sont nettement visibles par avion. Le caractère insolite de ces clairières, en plein domaine forestier équatorial, où la pluviosité est élevée (de l'ordre de 2 000 mm par an) et répartie sur une longue période de l'année, a été maintes fois souligné.

En Afrique occidentale, la forêt dense humide présente elle aussi, des clairières de savane, plus ou moins parsemées d'arbres. Nombreuses dans sa partie septentrionale, au voisinage de sa lisière, elles se retrouvent jusqu'en basse Côte d'Ivoire. Des savanes côtières, de plus, bordent le littoral du golfe de Guinée sur de grands espaces. Le problème de l'origine de ces savanes ouest-africaines a été posé par divers auteurs. Il est judicieux de penser que l'origine de ces savanes n'est pas la même pour toutes, et que les faits phytogéographiques, pédologiques, humains, qui ont abouti à leur individualisation ont pu être différents d'un cas à l'autre. On peut penser notamment que la genèse des savanes des plateaux à cuirasse n'a pas été la même que celle des savanes côtières sur sables dépourvus de cuirasse.

Si, dans ces regions à pluviosité élevée et sans période sèche importante, une cause climatique paraît difficile à invoquer, une origine édaphique ou anthropique a pu être envisagée. Soulignons que, comme dans bien d'autres cas, l'hypothèse anthropique et l'hypothèse édaphique ne sont nullement exclusives l'une de l'autre ; à côté d'une possible intervention du sol comme cause naturelle, peut en effet être imaginé un processus régressif qui, issu d'une action humaine, serait conditionné par des causes édaphiques empêchant la régénération de la forêt ; on pourrait, dans cette hypothèse, parler d'un déterminisme édapho-anthropique.

Par ailleurs, il n'est pas inutile de rappeler que, d'une façon générale, le problème de l'origine de groupements tel que des savanes peut s'envisager sous deux angles :

— problème de l'origine du paysage botanique,

— problème de l'origine de la flore.

Il est en effet possible, *a priori*, que, si le paysage actuel résulte d'interventions récentes, la flore ait pu exister dans la région depuis des temps anciens, localisée dans des refuges édaphiques.

Les savanes du domaine forestier ouest-africain

Le domaine de la forêt dense humide, dans l'Ouest africain, présente des clairières de savane plus ou moins étendues. Elles sont particuliè-

Source : MNHN, Paris

rement nombreuses dans les régions septentrionales, proches de la lisière ; elles y constituent parfois un paysage en véritable mosaïque, les savanes, entourées de forêt haute, formant comme les cases d'un vaste damier. Il en est ainsi sur les plateaux inférieurs qui s'étendent au pied des monts Nimba, en allant vers Lola et les savanes de Beyla. Un paysage identique s'observe sur les plateaux bordant à l'Ouest, la chaîne de Fon-Simandou (région de Beyla).

Par ailleurs, la présence de savanes côtières, en basse Côte d'Ivoire, sous un climat qui permet, à quelques kilomètres de là, l'existence d'une forêt dense luxuriante, pose elle aussi un problème aux phytogéographes.

Une origine purement climatique ne saurait être envisagée, semble-t-il, pour expliquer l'origine de ces savanes. Si nous envisageons par contre leur sol, nous constatons qu'elles peuvent se répartir en deux groupes :

— savanes dont le sol ne comporte pas de cuirasse ferrugineuse ;

— savanes pourvues, en profondeur ou en surface, d'une cuirasse ferrugineuse.

Il nous a été donné, dans la plaine du haut Cavally, au pied des monts Nimba, d'observer des clairières de savane dépourvues de cuirasse.

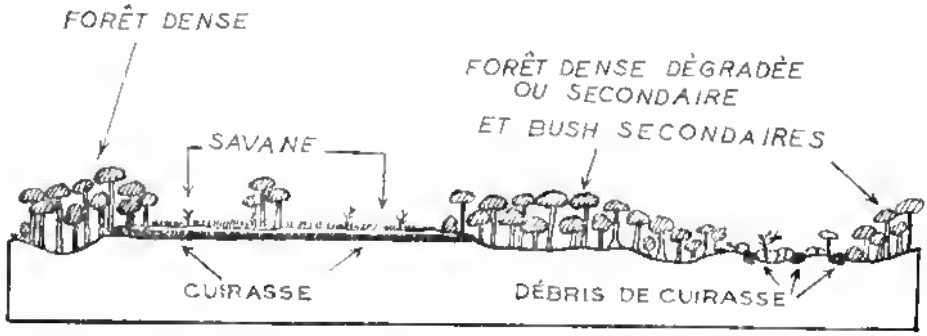


Fig. 8. — Profil schématisé des plateaux au pied des monts Nimba (Afrique occidentale). En noir : la cuirasse. Les plateaux à cuirasse sont généralement occupés par la savane arborée, avec parfois, des lambeaux de la forêt mésophile qui paraît les avoir occupés à l'origine.

Leur sol était assez comparable (à part peut-être un degré d'érosion plus considérable, par ablation d'une partie des éléments fins) à celui des forêts voisines. Alors que le centre de ces clairières était une savane typique, à tapis graminéen continu, leur périphérie comportait un peuplement plus ou moins dense de petits arbres, les uns savanicoles (*Dichrostachys glomerata*, etc.), les autres typiques des bush secondaires caractéristiques des premiers stades de l'évolution progressive (*Macaranga huræfolia*, *Alchornea cordifolia*, *Albizia adianthifolia*, *A. zygia*, etc.),

Source : MNHN, Paris

recouvrant le tapis graminéen. Manifestement, ces jeunes arbres, annonciateurs de la forêt secondaire, témoignaient d'une reforestation en cours (1).

Tout autres sont les savanes à sol pourvu d'une cuirasse, dans la même région : le faciès savanicole y paraît stable (du moins dans les conditions actuelles, parmi lesquelles sont à inclure les feux). Dans ces savanes sur cuirasse du pied du Nimba, la flore est plus typiquement savanicole (2) ; elle est cependant nettement plus pauvre que dans les savanes du domaine guinéen situé à quelques dizaines de kilomètres de là : les espèces arborescentes y sont peu nombreuses et principalement représentées par des formes à grand pouvoir de dispersion (*Terminalia glaucescens*, à fruits ailés, *Ficus glumosa*, vraisemblablement propagé par les oiseaux, etc.) ; la plupart des espèces des savanes guinéennes font défaut ici : on a bien l'impression de savanes secondaires, en cours de peuplement.

Ces savanes à cuirasse occupent des plateaux, où la cuirasse s'est maintenue. Dans les vallées entaillant et séparant ces plateaux, comme dans les régions basses voisines, la cuirasse fait défaut, et la forêt détruite par les défrichements se reconstitue par une évolution progressive dont les stades sont bien connus : fourrés à *Macaranga huræfolia*, *Harungana madagascariensis*, *Treina guineensis*, puis apparition de jeunes arbres héliophiles (*Albizia adianthifolia*, *A. zygia*, *Pycnanthus angolensis*, *Terminalia*) et constitution d'une forêt secondaire.

De tels plateaux à cuirasse se retrouvent plus au Sud, dans la forêt ouest-africaine, et bon nombre d'entre eux sont couverts de savane. En Côte d'Ivoire, le mont Orumbo-Boka (lat. 6°18' environ), bien que situé en savane, a ses pentes couvertes de forêt dense humide ; son pla-

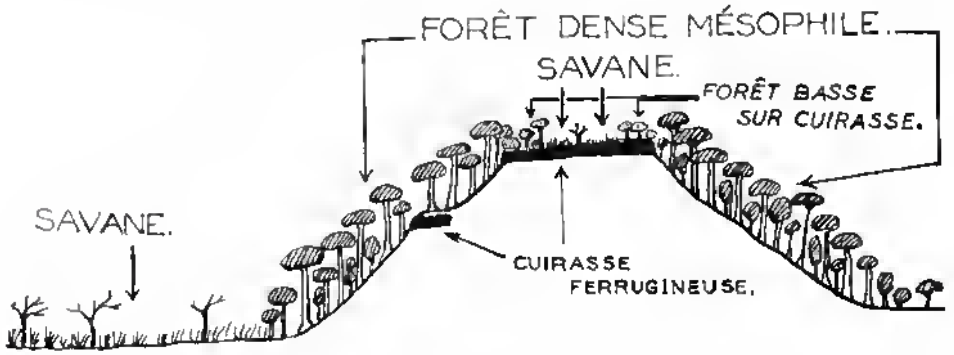


FIG. 9. — Profil schématisé du mont Orumbo-Boka, en basse Côte d'Ivoire. Le plateau sommital, pourvu d'une cuirasse ferrugineuse à faible profondeur, porte une savane et des lambeaux d'une forêt basse, qui le recouvrait probablement en entier à l'origine.

(1) Ces clairières rappellent profondément certaines *campinas* de l'Amazonie.
(2) De telles savanes sont tout à fait homologues des *cerrados* amazoniens.

Source : MNHN, Paris

teau sommital, horizontal et pourvu d'une cuirasse, est couvert de savane (1), mais présente aussi d'assez vastes lambeaux de forêt basse.

La présence d'une cuirasse paraît bien avoir favorisé l'individualisation de ces savanes ; la pauvreté de leur flore par rapport aux savanes guinéennes, situées plus au Nord, plaide pour leur origine secondaire et non relictuelle. Des lambeaux de forêt dense mésophile existent d'ailleurs fréquemment sur ces plateaux, au milieu des savanes ou sur leur périphérie.

Quant aux savanes côtières, telles qu'on peut les observer en Côte d'Ivoire dans la région de Grand Bassam, leur origine a suscité de nombreuses hypothèses, qui peuvent se ramener à deux principales :

— origine relictuelle, les conditions édaphiques (sable) n'ayant pas permis l'installation de la forêt ; ou encore, suivant une hypothèse récente et fort séduisante, ce serait sous l'action simultanée du sol défavorable et des feux allumés par l'homme depuis une époque lointaine que l'installation de la forêt humide n'aurait pu se faire sur ces emplacements primitivement occupés par une flore xérique sous un climat différent ;

— origine édapho-anthropique, le sol sableux n'ayant pas permis l'instauration d'une évolution progressive aboutissant à la reconstitution de la sylve détruite ; on pourrait, à l'appui de cette hypothèse, souligner que cette région côtière a dû être occupée par l'homme depuis des temps anciens : des amoncellements de coquilles (homologues des *sambaki* du littoral atlantique de l'Amérique du Sud) témoignent de ces anciens habitats ; H. Jacques-Félix (1949) a, à juste titre, souligné les caractères physiques des sols de ces savanes côtières, s'appauvrissant rapidement après la déforestation et devenant, de ce fait, impropres à la reconstitution d'une forêt.

Les clairières herbeuses de l'Amazonie

Les clairières herbeuses, parsemées de petits arbres, de l'Amazonie, rappellent profondément les enclaves de savane de la forêt dense ouest-africaine. Comme l'a fort bien souligné Bouillenne (1930, p. 135), elles offrent « l'aspect d'îlots de végétation xérophyte parmi les forêts vierges de l'*Hylæa* ». Souvent de petite taille, parfois au contraire très vastes, elles sont principalement localisées en basse Amazonie : régions de Santarem, de Monte Alegre, d'Amapa. Plus au Nord, des savanes existent dans le territoire de Rio Branco, sur les confins des Guyanes et du Venezuela. D'autres savanes, au Sud, s'étendent vers le plateau central du Brésil. Une carte de leur répartition avait été publiée par Bouillenne (1930, pl. xxviii, p. 119).

Malgré leurs caractères physionomiques plus ou moins homologues, ces formations herbeuses *(campos)* sont assez différentes les unes des

(1) Cette savane du sommet de l'Orumbo-Boka renferme : *Loudetia togoica, Eriosema glomeratum, Holarrhena africana, Crossopteryx febrifuga, Eugenia*, etc., soit une flore plus ou moins sèche, très différente, dans son ensemble, de la flore forestière relique qui couvre les pentes.

Source : MNHN, Paris

autres, ce qui permet d'imaginer que leur origine n'est peut-être pas identique. Certaines d'entre elles sont de terre ferme, et possèdent, à des degrés divers, une écologie xérique. D'autres sont inondables. A Amapa, A. Magnanini (1953, p. 289) a distingué, parmi les *campos de varzea* :

— *campos lacustres* ;
— *campos de varzeas meandrias* ;
— *campos de varzeas ciliares*, sur les rives.

Les clairières de terre ferme, parsemées de petits arbres, répondent à la notion de *cerrados*, homologues américains des savanes arborées africaines. Leur sol, typique de ces groupements xériques, est suivant les cas sableux ou caillouteux. Certaines de ces clairières, de petite taille, sont désignées sous le nom de *campinas* (1).

L'interprétation de ces formations xériques, — inattendues dans ces régions pluvieuses, où la forêt équatoriale couvre d'immenses étendues, même sur les sables, — a suscité des hypothèses variées. Bouillenne (II, 1930, p. 136) a souligné le fait que, géographiquement, ces savanes équatoriales, « clairsemées parmi la région forestière de la terre ferme, raccordent..., pourrait-on dire, par-dessus le grand fleuve, les régions de savanes des deux Tropiques », et que « la plupart des savanes connues se trouvent sur des plateaux peu élevés, en général très bien aérés ou au pied des collines, surtout derrière celles-ci par rapport à la direction des vents d'Est ». Il envisage la cause de leur existence non dans le climat général, mais dans « certaines conditions locales dues au relief du sol », et entraînant des « taches de moindre précipitation atmosphérique », résultant de l'obstacle apporté par les collines aux vents humides venant de l'Est. C'est ainsi que la région de Santarem, où existent de vastes clairières xérophytiques, possède une saison sèche bien marquée.

Aubert de la Rue (1958) voit l'origine des savanes guyanaises et amazoniennes dans une cause édaphique ; la limite de la forêt et de la savane tant sur la côte de l'Amapa qu'en Guyane, coïncidant avec le passage du socle cristallin aux dépôts argilo-sableux récents.

Pourtant des sables identiques (2), sur de vastes espaces de l'Amazonie, peuvent porter soit la grande forêt équatoriale, soit des clairières de savane.

Enfin, l'hypothèse de Ducke et Black (1954, pp. 42 et 62), supposant que les *campos* et les *campinas* de l'Amazonie pourraient occuper l'emplacement d'anciens cours d'eau ou lacs, s'accorde avec le fait (facile à constater d'avion), que certaines de ces formations herbeuses forment des bandes assez régulières, séparées par des bandes de forêts et ayant un tracé rappelant celui de bras ou de méandres successifs des fleuves. Il est fort possible que certaines de ces formations ne soient qu'un stade pionnier de la conquête par la végétation de sables exondés. Il est à noter,

(1) « O nome *campo* é de preferência dado a pastagens de Gramineas, de superficie relativamente grande ; o de *campina* a áreas abertas menores, pobres de gramineas » (Ducke et Black, 1954, p. 37).

(2) Identiques sur le plan minéralogique, mais différents en raison de la matière organique existant sous la forêt.

Source : MNHN, Paris

à l'appui de cette interprétation, que, comme le signalent Ducke et Black (1954), certaines *campinas* peuvent être recouvertes d'eau en saison des pluies.

Fig. 10. - Profil schématique d'une *campina* (clairière herbeuse) de la région de Manaus (Amazonie). La clairière possède un sol de sable blanc ; sous la forêt, le sable est brun, humifère. Dans le tapis herbacé, vit un *Schizæa*. Autour de la clairière, forêt basse (R : *Ravenala guyanensis* ; C : *Cecropia sp.*). A l'extrême droite du profil : commencement de la forêt haute.

D'autres auteurs, envisageant les faits sous l'angle d'une biogéographie dynamique, ont tenté d'interpréter les *cerrados* amazoniens par l'histoire du peuplement végétal. Veloso (1946, p. 585) pense que les *cerrados* localisés dans les régions de climat pluvial, sont les témoins d'un climat passé *(post climax)*. Sampaio considère les savanes amazoniennes comme « ocorências, disjunções ou transgressões da flora geral do Brasil na Amazonia, por isso que sua flora é constituida de especies também peculares aos campos cerrados, ou savanas do Brasil Central, sendo que algumas têm grande area de dispersão, na América do Sul ». (Cité par A. Magnanini, 1953, p. 283.)

Les faits floristiques sont en effet particulièrement spectaculaires. On retrouve dans ces clairières de la forêt amazonienne une flore xérique très individualisée, comportant des arbres tortueux à liège épais et crevassé, et renfermant un nombre appréciable d'espèces existant également dans les *cerrados* et *cerradões* du plateau central brésilien. Parmi ces espèces communes, citons, d'après Bouillenne, Ducke et Black, A. Magnanini et d'autres :

Dans les savanes de Monte Alegre (rive Nord de l'Amazone) : *Qualea grandiflora*, *Salvertia convallariodora* (Vochysiacées), *Curatella americana* (Dilléniacée), *Aeschynomene paniculata*, *Bowdichia virgilioides* (Papilionacées), *Byrsonima verbascifolia* (Malpighiacée)...

Dans les savanes de Santarem (rive Sud) : *Qualea grandiflora*, *Salvertia convallariodora*, *Derris (Lonchocarpus) spruceana*, *Bowdichia virgilioides*, *Aeschynomene paniculata*, *Byrsonima verbascifolia*, *Kielmeyera coriacea* (Ternstroemiacée)...

Source : MNHN, Paris

Dans les savanes d'Amapa : *Salvertia convallariodora, Curatella americana, Byrsonima verbascifolia*...

Dans d'autres cas, ce sont des espèces affines de celles des *cerrados* du Brésil central.

Comme l'ont souligné Ducke et Black (1954, p. 38), cette flore des *campos* amazoniens est très différente de celle de l'*hylea* qui les entoure et se rattache étroitement à celle des *campos cerrados* du Brésil central (1).

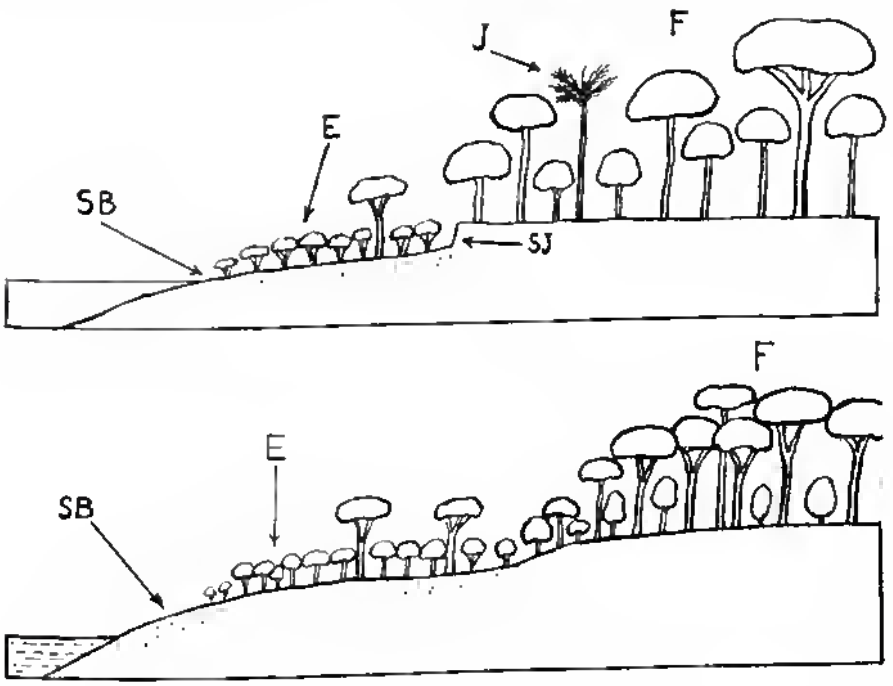


Fig. 11. — Profil schématique de rives dans la région du Rio Negro. E : peuplement arborescent bas, où domine *Eugenia inundata*, avec quelques arbres de moyenne grandeur ; F : forêt haute ; J : palmier *jauari* (*Astrocaryum jauary* Mart.) ; SB : sable blanc ; SJ : sable jaune formant une corniche. En période de crue, la formation à *Eugenia inundata* est envahie par les eaux. Le niveau du fleuve, sur les profils, est celui des basses eaux de la saison sèche.

La présence de cette flore xérique commune peut suggérer diverses interprétations. Ducke et Black, dans leur magistrale étude phytogéographique de l'Amazonie, concluent de ces affinités que la flore des

(1) « A flora dêstes campos é estreitamente ligada à dos « campos cerrados » do Brasil Central, porém menos rica de espécies ; esta flora é alhela à hiléia » (Ducke et Black, Notas sôbre a Phytogeografia da Amazônia brasileira, 1954, p. 38).

Source : MNHN, Paris

campos amazoniens est une flore ancienne, antérieure à l'installation de la forêt équatoriale dans ces régions. « Como os campos, as campinas são formações primarias, provàvelmente mais antigas que a atual mata da hiléia ; isso se percebe pela presença de um grande numero de plantas e animais da mesma espécie em campos e campinas separados por centenas de quilometros de mata virgem onde estas espécies não podem viver » (Ducke et Black, p. 39). Ce n'est que pour certaines *campinas* à flore différente, comparable à celle des *capoeiras* (fourrés secondaires du domaine forestier), qu'une origine secondaire, liée aux feux, peut être envisagée.

A. Magnanini, par contre (1953, p. 285), à propos des savanes d'Amapa (basse Amazonie), pense que, malgré ces affinités, ces savanes, en raison de leur plus grande pauvreté floristique seraient plus récentes que les *cerrados* du Brésil central (1).

Si la flore de ces *cerrados*, ou du moins de certains d'entre eux, se révèle moins riche que celle des *cerrados* du Brésil Central, on peut en imaginer la cause soit dans leur surface réduite, réduisant le nombre des biotopes possibles, où pourrait survivre une flore xérique relictuelle anciennement en place, soit dans l'origine de cette flore à partir d'apports récents issus des *cerrados* du Brésil Central. Certes, bon nombre d'espèces communes aux *cerrados* d'Amazonie et à ceux du Brésil central (*Qualea*, *Kielmeyera*, etc.) ont des diaspores ailés ou membraneuses, qui pourraient expliquer un transport à grande distance (2), mais la présence d'espèces à plus faible pouvoir de dispersion fournit par contre, un argument plus décisif en faveur d'une mise en place de cette flore xérique sous un climat différent qui aurait vu, peut-être, une continuité réalisée entre les *cerrados* actuels, maintenant séparés par l'étendue de la forêt (3).

Mais, même en admettant une ancienneté plus ou moins grande de la flore des *cerrados* en Amazonie, il reste à expliquer la genèse de ces clairières sous leur forme actuelle. Admettre l'ancienneté de cette flore xérique dans ces régions n'implique nullement comme corollaire que ces clairières de *cerrados* sont elles-mêmes anciennes, avec leur structure physionomique actuelle. Ces formations à peuplement arborescent plus ou moins ouvert sont-elles, comme certains l'avaient pensé, naturelles (savanes-climax) ou résultent-elles d'une dégradation ? Dans cette

(1) « As savanas amapenses, embora fitofisionômicamente sejam idênticas aos campos-cerrados do Planalto Central do Brasil, distinguem - se dêstes, pela maior pobreza em espécies, permitindo a suposição de que seriam, talvez, mais recentes » (Magnanini (A.), 1953).

(2) On sait les possibilités de transport qu'offrent les courants aériens. Berland a même pu recueillir dans l'atmosphère, à 1 000 mètres d'altitude, un chaume de Graminée.

(3) Les fruits de *Qualea grandiflora* que nous avons pu observer (et récolter) dans les *cerrados* amazoniens de la région de Santarem (et aussi les fruits, nombreux, de cette espèce, recueillis en Amazonie par d'autres botanistes, et notamment par Ducke — dont d'abondants spécimens sont conservés au Musée Goeldi) sont nettement plus petits (5 à 7 cm) que ceux que nous avons pu voir et récolter dans les *cerrados* méridionaux de la région de São Paulo, qui atteignent environ 9 cm. Il importerait que cette question soit précisée par des mesures nombreuses. Si la différence en question se révélait constante, sans doute aurait-on là un argument pour penser à une mise en place ancienne de l'espèce dans son aire discontinue.

Source : MNHN, Paris

seconde hypothèse, quelle aurait été la formation végétale naturelle où les espèces savanicoles auraient subsisté jusqu'à l'ouverture de ces clairières ? On peut, *a priori*, supposer que l'origine de toutes ces clairières n'a pas été identique.

Il est très possible, comme la chose a été rappelée plus haut, que certaines de ces clairières soient une étape naturelle de la conquête par la végétation de dépôts fluviatiles récemment exondés (cf. clairières disposées en bandes parallèles, souvent parallèlement au fleuve). D'autres, par contre, semblent bien résulter de la dégradation d'une végétation préexistante.

Aubréville — tout en soulignant que toutes les formations herbeuses de l'Amazonie n'ont certainement pas une origine identique (1) — pense que ces clairières de savanes résultent, au moins dans de nombreux cas, de l'action des feux sur des groupements arborescents bas et combustibles (2).

Il existe, dans la forêt amazonienne, des enclaves de forêts basses et de fourrés, qui, dans ces régions à haute pluviosité, paraîtraient devoir s'expliquer par des causes édaphiques. Certains auteurs les ont désignées sous le nom de *caatingas*, bien qu'elles soient très différentes des véritables *caatingas* des régions arides. Aubréville (1958, p. 14) a montré le rôle que ces formations arborescentes basses ont très vraisemblablement joué dans la genèse de certaines clairières *(campinas)* de la forêt amazonienne : « La flore des fourrés se retrouve conservée sur les pourtours de ces savanes au contact de la forêt, et d'évidents témoins d'incendies sont visibles dans les campinas les plus récents. Les fourrés établis sur ces sols perméables, pauvres et très secs, sont certainement très vulnérables aux feux. Ainsi s'explique l'existence de formations forestières rachitiques sous des pluviosités de 2-3 m d'eau, et leur transformation en savanes herbeuses qui sont parfois très étendues. » (Aubréville, *Les forêts du Brésil*, 1958, p. 14.)

Les observations que nous avons pu faire dans les régions de Santarem et de Manaus sont en plein accord avec cette interprétation de l'origine des clairières amazoniennes, au moins dans certains cas, à partir de formations arborescentes basses et vulnérables aux feux.

Il nous a été donné de parcourir les vastes *cerrados* de la région de Santarem, région où ce type de végétation occupe de larges espaces, sur les deux rives de l'Amazone.

Les savanes de la plaine occupent un sol sableux aride, de couleur claire, plus ou moins squelettique. Les arbres et arbustes y sont en peuplement ouvert : *Anacardium occidentale, Didymopanax, Salvertia convallariodora, Miconia secundiflora, Miconia ? albicans, Lafœnsia, Plumiera, Roupala,* Myrtacées, Légumineuses, Dilléniacées, Rubiacées, etc. (3). Bon nombre d'arbres ont une écorce épaisse et crevassée.

(1) *Comptes rendus Soc. Biogéogr.*, 1958, nos 305-307, p. 51.
(2) *Ibid.* et *Bois et Forêts des Tropiques*, 1958, p. 14.
(3) Des listes d'espèces de ces savanes ont été publiées par Bouillenne (1930, pp. 98-115).

Source : MNHN, Paris

Dans cette plaine se dressent quelques collines *(morros)*, hautes de quelques dizaines de mètres. Sur les pentes caillouteuses du Morro dos Americanos, la même flore se rencontre : *Salvertia convallariodora* (abondant), *Qualea grandiflora*, *Vatairea macrocarpa*, *Clusia*, *Plumiera*, etc. Le sommet de cette colline, à 80 mètres environ, est occupé par une dalle gréseuse à peu près nue, localement recouverte de cailloutis ferrugineux à structure de cuirasse (paraissant provenir de la destruction d'un ancien banc de cuirasse) ; ce substrat aride ne porte que quelques petits arbres tortueux : *Clusia*, *Vatairea*, *Plumiera*...

Séparée de cette colline par une vallée humide, occupée par une forêt haute très dégradée, la Serra da Cruz s'élève à une centaine de mètres environ. Son sommet horizontal est formé par un épais banc de cuirasse ferrugineuse, en partie dissociée en blocs, incontestablement ancienne. Sur les pentes abruptes, la végétation arborescente basse devient rapidement dense, constituant un véritable fourré qui paraît à rapprocher du type de végétation appelé *cerradão* : c'est une sorte de forêt basse, de 5 à 6 mètres, où l'on rencontre : *Qualea grandiflora*, *Salvertia convallariodora*, *Clusia* sp., *Miconia alata*, *Ronpala* sp., *Anacardium occidentale*, *Plumiera* sp., etc. Une forêt basse identique existe sur le plateau sommital, où j'ai noté : *Salvertia convallariodora*, *Miconia* sp., ? *Xylopia* sp., *Vismia* sp., *Clusia* sp., *Ronpala* sp., etc. Les arbres y mesurent 5 à 6 mètres ; la plupart ont un diamètre de 5 à 6 centimètres ; quelques-uns atteignent 10 ou même 15 centimètres d'épaisseur. Le sol est couvert d'une épaisse litière de feuilles. Il y a lieu de noter que, lors de nos observations faites au milieu de la journée, en saison sèche, plusieurs arbustes et petits arbres de cette forêt manifestaient nettement un déficit hydrique, avec des feuilles pendantes par manque de turgescence (1).

On imaginerait difficilement une forêt équatoriale sur ce plateau exigu, au sol mince ne conservant pas d'humidité notable. Il en est de même pour les pentes supérieures de cette colline. La forêt sèche et basse qui recouvre celles-ci et le sommet, paraît, logiquement, donner une idée de la végétation naturelle de cette colline. Sa composition floristique est tout autre que celle des *capoeiras* (fourrés secondaires) qui envahissent les trouées de la forêt dense. Sa structure, avec une voûte forestière fermée, un sous-bois réduit, évoque l'idée d'une végétation en équilibre. Il se pourrait fort bien que cette forêt fût la végétation naturelle du sommet de cette colline.

Quelques mesures, effectuées le 2 octobre 1958, à 14 heures, illustrent les conditions écologiques de cette végétation du sommet :
Terrain découvert :

Température de l'air : 34°4.
Hygrométrie : 46,7 %.

(1) De telles forêts sèches ont, depuis longtemps, été signalées dans ces régions. Bouillenne (1930, pl. xxxii, p. 139), a publié une photographie très démonstrative de l'une de ces forêts sèches de la région de Santarem, sur une colline.

Source : MNHN, Paris

Déficit de saturation : 24,1.
Température du sol découvert, à 1 cm : 51°5.

Forêt du sommet :

Température de l'air : 30°5.
Hygrométrie : 59,7 %.
Déficit de saturation : 14,7.
Température du sol sous la litière : 30°6.

Malgré sa structure, la forêt basse exerce donc une protection très appréciable du microclimat de son sous-bois et de son sol. La déforestation, outre ses conséquences sur le plan de l'érosion, entraîne un régime du sol tout à fait différent, défavorable à un reboisement.

Cette forêt basse, de plus, est éminemment combustible : à partir d'une petite clairière due à l'intervention humaine, sur le plateau, un incendie, dont les traces étaient toutes récentes, avait brûlé la végétation arborescente basse sur plusieurs dizaines de mètres.

On peut supposer que de telles collines ont pu être le refuge de la flore xéromorphe des *cerrados*, qui serait ainsi en place depuis des temps lointains, — peut-être depuis une époque climatique différente qui vit une grande extension de cette flore sèche (en même temps peut-être qu'une continuité entre les buttes-témoins que sont ces collines actuelles). Mais, si la flore peut ainsi être supposée ancienne en ces emplacements, le *cerrado*, c'est-à-dire la savane, serait d'origine secondaire, par destruction de la forêt basse primitive sous l'action des feux.

On peut cependant penser que l'aire actuelle des *cerrados* amazoniens ne coïncide pas forcément avec celle jadis occupée par ces forêts sèches où se trouvait localisée leur flore. Il est fort vraisemblable que d'autres forêts basses, à composition floristique différente, voire des forêts de type équatorial, ont pu faire place à des clairières qu'aurait envahies la flore xérique des *cerrados*. Le fait serait comparable à celui qui a été constaté en Afrique, notamment dans le district préforestier (défini par AUBRÉVILLE dans l'Ouest africain) où, au milieu de savanes à flore xérique banale, des bosquets de forêt dense humide (forêt mésophile) attestent que cette formation recouvrait à l'origine la région.

Dans ce remplacement des forêts équatoriales ou de forêts plus basses par le *cerrado*, seraient intervenus conjointement les défrichements, les feux (qui sont fréquents dans les défrichements et la végétation arborescente sèche de l'Amazonie) et sans doute aussi des conditions écologiques locales : sols sableux, à faible pouvoir rétenteur de l'eau et des substances nutritives, intensité de la saison sèche (dont nos observations montrent les effets thermiques sur les sols dénudés et les effets physiologiques sur les plantes non protégées par le milieu forestier).

La structure et l'origine des clairières amazoniennes, cependant, sont loin d'être uniformes. Nous en avons eu une illustration dans une petite clairière — une *campina* comme on les appelle dans la région — à proximité du Rio Tarumanzino, affluent du Rio Negro, au Nord-Ouest de Manaus. Située sur un sol sableux blanc subhorizontal, cette clairière

Source : MNHN, Paris

comprenait un tapis herbacé où dominaient une Rubiacée et une Graminée ; elle renfermait quelques petits arbres et arbustes (*Plumiera*, *Davilla*, etc.), mais, à part le *Plumiera*, cette flore n'avait rien de la flore xéromorphe des *cerrados*. A noter la présence de *Schizæa pennula* dans le tapis herbacé (fig. 10).

Cette *campina* était bordée par une forêt basse renfermant *Didymopanax* sp., *Machærium* sp., *Byrsonima* sp., *Cecropia* sp., *Ravenala guyanensis*. En lisière : *Vochysia obscura*, *Vismia* sp., *Davilla* sp., *Xylopia ?* sp., *Tococca egensis*, *Seleria secans*, etc. Le sol de cette forêt basse était sableux, coloré en brun par l'humus. Il ne nous est pas possible de déterminer avec certitude si cette forêt basse était une formation naturelle, liée aux conditions édaphiques locales, ou un stade de la reforestation. En tout cas, la présence de jeunes arbres et arbustes dans la clairière paraissait indiquer sa reconquête (ou sa conquête ?) par la végétation ligneuse, grâce, probablement, à l'absence des feux — qui auraient pu être à son origine.

Les faits humains, l'existence ancienne de peuples défrichant la forêt, ne doivent jamais être négligés par le phytogéographe pour expliquer les structures botaniques actuelles. En Afrique, les savanes côtières de la basse Côte d'Ivoire sont, comme nous le rappelions plus haut, peut-être à mettre en relation avec un peuplement humain ancien, dont les amas de coquilles (homologues des *kjökenmoddings* scandinaves et des *sambaki* des côtes sud-américaines) attestent l'importance et peut-être la longue durée ; l'abondance des reliques forestières dans la région de Benty, en basse Guinée, ou aux abords de Mali, sur les hauts plateaux culminants du Fouta-Djallon septentrional, sont peut-être liés au caractère récent de leur peuplement humain (que paraîtrait attester l'absence de vestiges lithiques en ces points, alors qu'ils sont abondants dans des régions très voisines). C'est dire combien il importe pour le phytogéographe de tenir le plus grand compte des données archéologiques, voire préhistoriques, lui permettant d'évaluer l'importance du facteur humain dans la destruction ancienne de la végétation.

Il est indiscutable que de telles considérations sont applicables à l'Amazonie.

La région de Santarem, où existent de très vastes clairières de *cerrados*, a vu jadis une population indienne qui semble avoir été importante. Sur l'emplacement même de Santarem, on trouve, en abondance, des poteries d'un art très avancé, qui paraissent proches des poteries mexicaines et semblent témoigner d'une civilisation ancienne très développée. Sur des collines de la région, des *terras pretas* (terres noires) — renfermant des débris de poteries — paraissent indiquer l'existence d'anciens villages — la terre noire étant, d'après les hypothèses de certains auteurs, due aux déchets organiques laissés par ceux-ci.

Par ailleurs, l'explorateur portugais Pedro Teixeira, qui remonta en 1637 le fleuve Amazone, rencontra, sur son parcours, une population indienne qui aurait été nombreuse.

Si une telle population a pu exister en certains points du bassin

Source : MNHN, Paris

amazonien, on peut à juste titre penser qu'elle a largement défriché la forêt, et que, dans les régions où, pour des raisons climatiques (moindre pluviosité) ou surtout édaphiques (sables, susceptibles de perdre rapidement, lors de leur dénudation par le défrichement, leur matière organique et leurs sels minéraux), la forêt était peu stable et se régénérait difficilement, des formations claires, herbacées, à peuplement arborescent épars, ont pu s'installer (1).

Si ces formations herbacées issues des défrichements culturaux se développaient à proximité de collines rocailleuses, refuge de la flore sèche ancienne, cette flore pouvait, dès lors, s'y répandre, constituant ces *cerrados* si proches par leur composition des *cerrados* d'autres régions du Brésil.

Si au contraire, ces défrichements n'entraient pas en contact avec l'un de ces refuges édaphiques de la flore sèche, les clairières *(campinas)* qui en résultaient, ont eu une composition toute différente, avec des espèces forestières ou des espèces de *capoeiras* (brousses arbustives secondaires du domaine forestier).

Enfin, suivant la superficie et la composition floristique de ces clairières, leur évolution a pu être différente. Si celles qui possédaient (grâce aux « réservoirs » floristiques des collines pierreuses) une flore typique de *cerrado*, et subissaient le régime des feux, ont pu se maintenir à l'état de *cerrados*, accentuant progressivement la dégradation de leurs sols jusqu'au sable blanc stérile, celles qui n'étaient peuplées que par des éléments typiquement amazoniens, et n'étaient pas soumises aux feux annuels, ont pu se reboiser peu à peu, comme on le constate pour certaines *campinas*.

Par ailleurs, l'origine naturelle de certaines de ces formations herbeuses d'Amazonie (comme groupements pionniers, stades de la conquête par la végétation de sables exondés) est également des plus vraisemblables.

***

VII. — LES FORMATIONS HERBEUSES ET ARBORESCENTES (SAVANES, CERRADOS, FORÊTS CLAIRES)

Dans les régions tropicales moins humides que celles couvertes par la forêt dense, s'étendent de vastes étendues à végétation plus ou moins xérique, à la fois herbeuse et arborescente. Suivant les cas, le développement des arbres et arbustes y est plus ou moins considérable, allant de

(1) La planche photographique IX, qui montre, dans la forêt amazonienne, côte à côte un défrichement récent envahi par la *capoeira* (fourré secondaire) à évolution progressive tendant à la reconstitution de la forêt dense) et une clairière de *cerrado*, apporte un argument à cette hypothèse.

Par leur origine, ces clairières de *cerrado* sur sable, paraissent à rapprocher des savanes côtières africaines, telles qu'on peut les voir en basse Côte d'Ivoire ; ces savanes côtières paraissent avoir succédé à des forêts denses instables en raison de la rapidité de dégradation de leur sol sableux lorsqu'il est dénudé par le déboisement.

Source : MNHN, Paris

BIBL. DO MUSEUM D'HIST. NATUR.

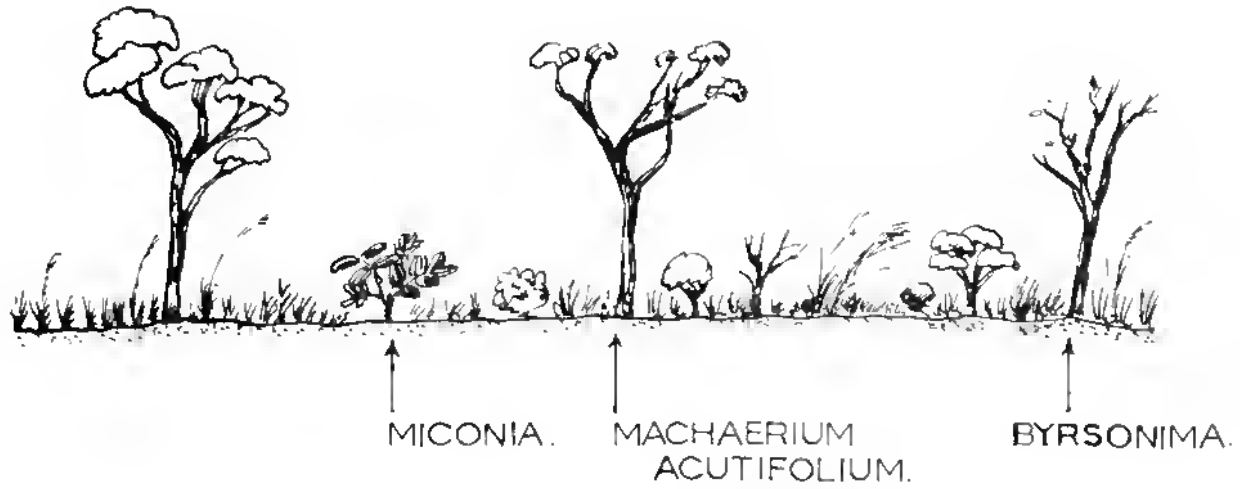


Fig. 12. — Profil d'un *cerrado*, à Emas, près de Piraçununga (Etat de São Paulo, Brésil).

Source : MNHN, Paris

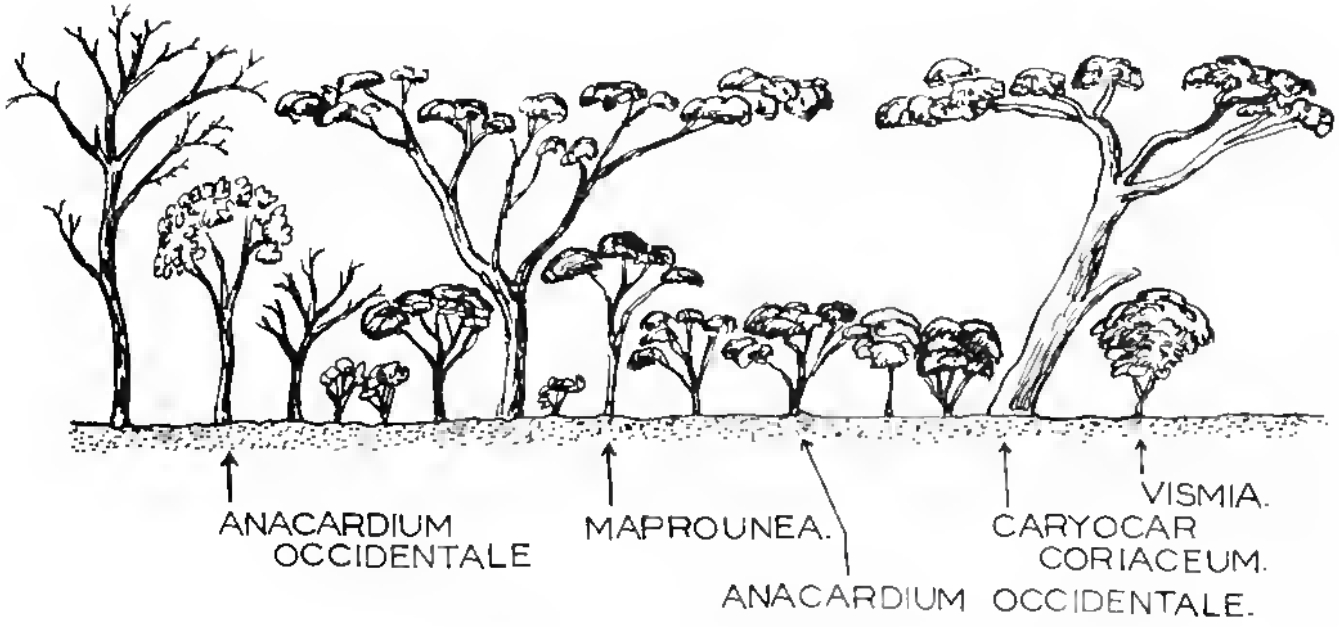


FIG. 13. — **Profil d'un *cerradão* sur le plateau de la Serra de Araripe (Nord-Est du Brésil).** La strate herbacée (desséchée lors du dessin) n'est pas figurée. Le peuplement arborescent et arbustif est plus dense que dans les *cerrados*. Les plus grands arbres figurés mesurent environ 6 à 8 mètres.

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

« forêts claires » à sous-bois herbacé dense à des savanes herbeuses, à peu près dépourvues d'arbres. De toute façon, le développement du tapis graminéen héliophile est caractéristique de ces formes de végétation.

Drude (1) a défini les *savanes* comme des formations de graminées « dont la période de repos correspond à la saison sèche... ; éléments accessoires : arbres avec leurs épiphytes pourvus de moyens protecteurs contre la sécheresse ». Par la suite, le terme de *savane* a été employé avec des acceptions diverses. Si certains auteurs l'ont réservé aux formations essentiellement herbeuses, d'autres l'ont appliqué également à de véritables formations forestières, peu denses et à tapis herbacé continu ; la « savane forestière » rejoint le paysage appelé par d'autres « forêt claire ». On conçoit les divergences terminologiques qu'entraîne cet état de choses, — une formation semblable pouvant, suivant les auteurs, être qualifiée de savane ou de forêt claire. Le récent colloque de Yangambi a proposé une terminologie des types de végétations d'Afrique tropicale, dans laquelle sont distinguées d'une part la *forêt claire*, à sous-bois graminéen plus ou moins développé, d'autre part les *savanes* herbeuses, arbustives, arborées, boisées.

En Afrique tropicale, les savanes couvrent de vastes étendues, auréolant au Nord et au Sud le domaine de la forêt dense humide. Elles forment de plus, comme nous le rappelons par ailleurs, des enclaves locales, plus ou moins réduites, dans le domaine forestier, à la faveur de conditions édaphiques particulières.

En Amérique tropicale, on trouve des formations homologues, dénommées *cerrados* au Brésil et *llanos* au Venezuela. Leur physionomie est semblable à celle des savanes arborées africaines : tapis herbacé, arbres petits et tortueux, et arbustes, en peuplement plus ou moins dense, ou plus ou moins épars. Alors que les *campos cerrados* possèdent des arbres, les *campos limpos* en sont dépourvus.

Aux *cerrados* se rattache étroitement une formation très caractéristique, désignée sous le nom de *cerradão*. Il s'agit d'une végétation ligneuse plus dense, comportant des arbres petits ou moyens, ramifiés à faible hauteur, et des arbustes. Le tapis herbacé est moins continu. Par la composition de sa flore ligneuse, comme par le port de ses arbres, le *cerradão* se rattache au *cerrado* ; les deux formations ne diffèrent que par la densité de leur peuplement arboreseent, — et l'existence ou l'absence d'un tapis graminéen continu.

Enfin, dans le Nord-Est du Brésil, on désigne sous le nom de *carrasco* une sorte de *cerrado* renfermant un mélange d'espèces de *cerrado* et d'espèecs forestières ; le *carrasco* apparaît comme résultant de la destruction d'une forêt qui n'a pu se reconstituer, permettant l'intrusion d'espèces de *cerrado*.

Les *cerrados* et *cerradões* occupent une aire très vaste sur le plateau central brésilien. On retrouve des lambeaux de *cerrado* dans l'État de

(1) Drude, *Manuel de Géographie botanique*, trad. Poirault, 1897, p. 268.

Source : MNHN, Paris

São Paulo, dans le Nord-Est, en enclaves dans la *caatinga* et dans la végétation côtière, et en certains points de la forêt équatoriale d'Amazonie.

La profonde homologie entre les savanes africaines et les *cerrados* américains a amené de très nombreux auteurs à y voir des formations à ranger dans un même groupe ; les *cerrados* seraient des savanes. Des différences tant floristiques (présence de genres et de famille qui leur sont propres) que physionomiques séparent cependant les *cerrados* des savanes africaines. Inversement, l'éventail de groupements, structuralement assez divers, qu'englobe, pour de nombreux auteurs, le terme de savanes, peut justifier d'inclure sous cette dénomination les *cerrados* américains. On conçoit donc les divergences d'opinion qui ont pu se manifester au sujet des *cerrados* ; si certains pensent pouvoir les qualifier de savanes, d'autres considèrent qu'ils doivent constituer dans la nomenclature phytogéographique une catégorie distincte ; c'est notamment l'opinion qui a récemment été soutenue par L. Waibel (1).

Les *cerradões* peuvent, par leur structure, être qualifiés de fourrés ou de forêts basses xérophiles, ou mieux méso-xérophiles (puisqu'il existe des groupements plus xérophiles). Leur structure les rapproche étroitement de forêts basses et de fourrés, constitués d'espèces savanicoles, qui existent en Afrique dans les régions de savanes, et qui sont vraisemblablement, au moins dans de nombreux cas, des formations secondaires. J.-G. Adam a signalé, dans les savanes ouest-africaines, la formation de telles forêts secondaires basses constituées d'arbres de savane. Nous avons à maintes reprises observé de tels fourrés et forêts basses dans les montagnes de la Moyenne Guinée, — où ils étaient parfois contigus à des groupes de grands arbres (d'une vingtaine de mètres), vestiges de la forêt primitive, — ce qui illustrait le caractère secondaire de ces formations arborescentes basses.

Origine des savanes et des cerrados

Comme nous le soulignons plus haut, le problème de l'origine des savanes ou des *cerrados* peut être envisagé sous deux points de vue :

— formation du paysage botanique ;

— mise en place de la flore.

(1) C'est ainsi que Waibel (Leo) écrit (1958, p. 187) : « O campo cerrado não é portanto absolutamente uma floresta e nunca é considerado como tal pelos habitantes do Planalto Central. Mas o cerrado não é tampouco uma savana, conforme foi classificado na literatura. Uma savana é basicamente uma campina ; uma campina com árvores esparsas. Durante a estação sêca, quando as gramineas altas e densas foram queimadas, podemos viajar de carroça através de uma savana em quase tôdas as direções até que uma mata-galeria nos detenha. Através de um campo cerrado só se pode viajar a cavalo (ou a pé) e mesmo isso às vêzes é difícil. Assim cheguei à conclusão de que o cerrado com sua alternância de arvores e arbustos e gramineas não é nem uma floresta nem um campo, mas um tipo de vegetação *sui-generis*, de caracter intermediario entre a mata e o campo ». Cette conclusion de Waibel traduit l'indiscutable opposition entre les *cerrados* et les savanes herbeuses ou arborées claires, mais ces dernières (du moins dans la conception de nombreux phytogéographes et des conclusions du colloque de Yangambi) ne sont pas *toutes* les savanes.

Source : MNHN, Paris

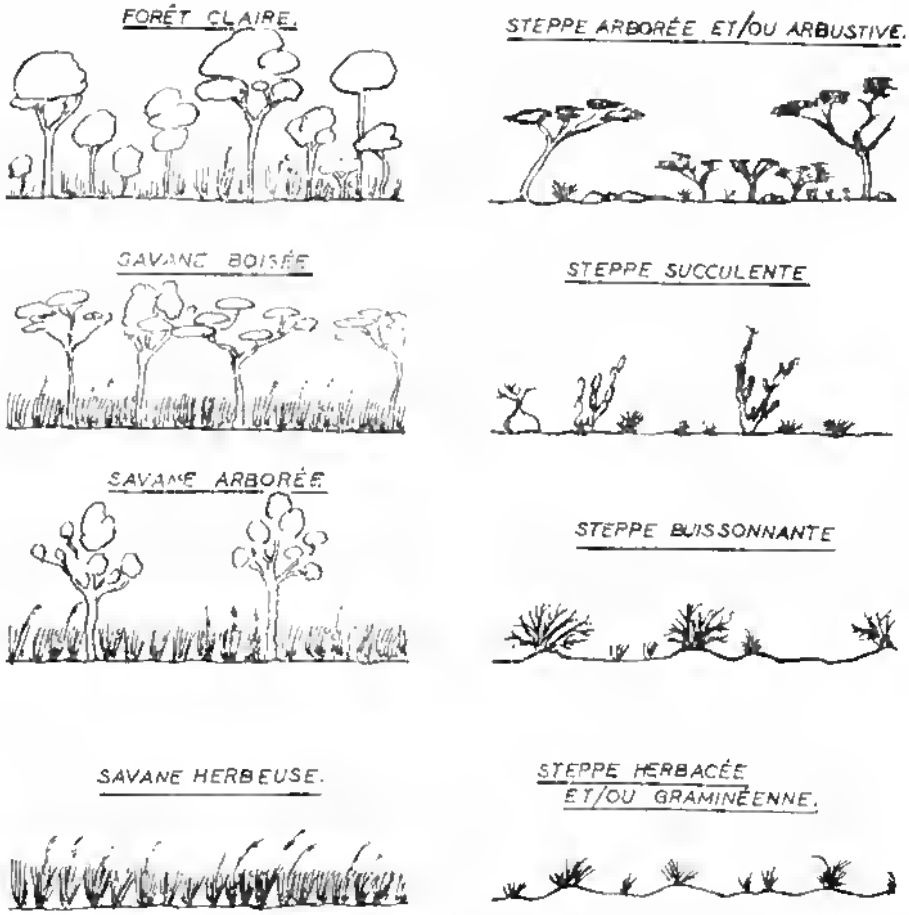


FIG. 14. — Profil d'une forêt claire et de divers types de savanes et de steppes d'Afrique, tels qu'ils ont été définis au Colloque de Yangambi (Congo). (D'après la publication n° 22 du C.S.A. et d'après TROCHAIN, *Bull. Inst. Études Centrafricaines*, 1957, nouv. sér., nos 13-14, pp. 55-93).

Ces deux aspects différents, parfois envisagés de façon unilatérale, expliquent sans aucun doute certaines des divergences qui opposent les interprétations des divers auteurs.

Les premiers botanistes qui ont étudié la végétation tropicale, — et notamment ENGLER, SCHIMPER, — considéraient les savanes comme la végétation naturelle des régions trop sèches pour porter une forêt dense. Par la suite, particulièrement en Afrique et à Madagascar, s'est imposée l'idée que les savanes, ou du moins un grand nombre d'entre elles (à l'exception de certaines savanes d'origine édaphique), étaient des for-

Source : MNHN, Paris

mations secondaires, installées grâce aux défrichements et aux feux sur l'emplacement d'anciennes forêts climaciques plus ou moins hygrophiles ou plus ou moins xérophiles suivant les régions. La part respective prise par les feux et par les défrichements dans cette évolution régressive serait elle-même plus ou moins grande suivant les climats et les types forestiers initiaux.

Certains auteurs, cependant, admettent l'existence de savanes naturelles. Pour TROCHAIN, la végétation primitive des régions africaines couvertes par les savanes les plus sèches (savanes de type soudanien) était une savane naturelle, — mais il s'agit ici d'une savane forestière, comparable, sinon identique, à ce que d'autres qualifient de forêt claire : malgré la différence de terminologie, cette hypothèse est proche des précédentes.

Par ailleurs, la notion de savanes naturelles édaphiques ne saurait être perdue de vue. Dans des régions de *climax* forestier, on rencontre sur des dômes rocheux, des formations herbacées, essentiellement graminéennes, souvent parsemées d'arbustes ou de petits arbres, et paraissant naturelles. On peut penser que, sur ces sommets rocheux, la série évolutive aboutissant normalement au climax n'a pu se poursuivre intégralement, un sol épais, apte à porter la forêt, n'ayant pu s'établir. La série serait interrompue à l'un de ses premiers stades. Ainsi semblent devoir s'expliquer les groupements herbacés des dômes rocheux du Tonkoui et du Ziama, en plein domaine de la forêt dense ouest-africaine. On peut imaginer que, en d'autres lieux, d'autres habitats édaphiques aient, eux aussi, été à l'origine de groupements herbacés naturels. Au Brésil, certains *cerrados* ont été considérés comme naturels en raison des carences en certains éléments que présenterait leur sol.

Enfin, nous ne savons pas, *a priori*, si certaines savanes existant dans des régions de *climax* forestier ne seraient pas des vestiges de groupements xériques anciens, sur lesquels la forêt en expansion n'a pas encore, depuis son retour, pu s'implanter. Pour théorique que soit un tel point de vue, il n'en montre pas moins combien il faut être prudent en énonçant toute conclusion concernant l'origine des savanes.

Le problème de l'origine des savanes a été abordé sous l'angle expérimental. Des expériences, faites particulièrement par MAC GREGOR en Nigeria, et plus récemment par le Service des Eaux et Forêts de la Côte d'Ivoire, à Bonaké, ont consisté à comparer l'évolution de plusieurs parcelles de savane, les unes restant soumises au régime habituel des feux, d'autres étant soumises à des feux précoces (moins destructeurs en raison de l'état de la végétation), d'autres enfin, étant totalement soustraites aux incendies. Au bout d'un temps suffisant, — de l'ordre d'une quinzaine d'années par exemple, — les premières de ces parcelles avaient conservé leur physionomie primitive de savanes arborées, les secondes avaient acquis un peuplement arborescent plus dense et les troisièmes s'étaient transformées en une forêt basse. Les feux apparaissent ainsi comme un facteur responsable du maintien de la savane, par limitation du développement de la végétation arborescente.

Source : MNHN, Paris

En Amérique tropicale, une expérience semblable a été effectuée dans les *cerrados* des plateaux situés au Nord de São Paulo. Sous la direction du Professeur RAWITSCHER, une parcelle de ces *cerrados*, à proximité d'Emas (près de Piraçununga, Etat de São Paulo) a été, il y a une quinzaine d'année, mise en protection intégrale et soigneusement clôturée. Ce *cerrado* protégé, que nous avons eu l'occasion de visiter en août 1958, en compagnie de M. Leopoldo CONTINHO, a, malgré la suppression des feux, conservé une physionomie très voisine de celle des *cerrados* voisins. Les observations faites par les écologistes du département de Botanique de l'Université de São Paulo y ont cependant mis en évidence une légère augmentation de la densité et de la taille des arbres (qui atteignent une dizaine de mètres), une modification de la composition du tapis graminéen, où *Melinis minutiflora* est devenu très abondant, et un développement considérable des lichens épiphytes (qui sont peu abondants dans les *cerrados* voisins, non protégés).

Le résultat peu marqué de cette expérience de protection du *cerrado* d'Emas semblerait montrer que ce type de végétation représente un équilibre relativement stable dans les conditions actuelles, et pourrait, de ce fait, constituer une formation naturelle, ou du moins durable. On serait tenté de rechercher, dans le déterminisme de ces *cerrados*, une cause édaphique, telle que peut-être une carence en certains oligo-éléments (1).

Pourtant l'existence à proximité de ce *cerrado*, au même niveau, sur le même plateau, d'un lambeau important de forêt tropicale assez haute, viendrait au contraire à l'appui de l'hypothèse d'une origine secondaire de ce *cerrado*. Cette forêt, située sur un plateau identique à celui des *cerrados*, sur un sol recouvrant le même soubassement de roche éruptive basique, se trouve sur le terrain de la fazenda Baguassu. Les arbres, aux cimes jointives, y atteignent une vingtaine de mètres ; les plus gros mesurent 35 à 40 cm de diamètre. La voûte présentant des interruptions, dues à la dégradation de la forêt, le sous-bois arbustif et lianescent y est, par endroits, assez dense. Les épiphytes sont très peu nombreux, contrairement aux forêts tropicales des serras côtières, avec lesquelles, par ailleurs, cette forêt présente de nombreuses analogies structurales (taille et port des arbres, accotements ailés très peu développés, etc.). Cette pauvreté en épiphytes paraît liée à une humidité atmosphérique bien plus faible que dans les serras côtières ; ce climat moins humide laisse supposer que cette forêt est nettement moins stable que les forêts

(1) Une telle carence édaphique a été envisagée par certains auteurs, comme cause possible de l'existence des *cerrados*. On peut cependant faire remarquer ici que, si une telle carence existe, cela n'implique pas forcément qu'elle soit primitive, et que, par conséquent, les *cerrados* soient naturels. Son origine secondaire, liée à la déforestation, peut, *a priori*, être envisagée comme une hypothèse possible. Dans le Sud-Est asiatique, les « taches stériles » des montagnes du Cambodge oriental et du Vietnam Sud, étendues herbeuses dépourvues d'arbres, ont un sol carencé ; pourtant l'existence de lambeaux forestiers paraît indiquer leur origine secondaire, consécutive à la déforestation par les populations montagnardes qui pratiquent le nomadisme agricole.

Source : MNHN, Paris

des serras côtières (dont les expériences de reboisement, à Tijuca notamment, ont montré la grande facilité de reconstitution).

Dans cette forêt sont à noter, parmi les arbres : *Cedrela fissilis*, *Platyscyamus regnellii*, *Holocalyx brasiliensis*, *Carinaria ?* sp., etc. ; parmi les lianes : *Serjania*, *Dioscorea* ; dans le sous-bois : *Pteris sp.*, *Aneimia* sp., *Adiantum* sp., *Olyra* sp., *Piper mollicomum*, etc. ; parmi les épiphytes : *Polypodium* sp., qui, avec quelques Bryophytes, représente la quasi-totalité du peuplement épiphytique, où, lors de notre brève prospection, nous n'avons rencontré aucune Broméliacée.

Une portion de cette forêt se singularise par la très grande abondance du palmier *Orbignya martiana*, qui constitue la quasi-totalité de la strate supérieure, et se régénère dans le sous-bois. Quelques grands arbres d'une vingtaine de mètres, à fût élancé, se mêlent parfois aux *Orbignya*. Dans le sous-bois, nous avons noté : *Hymenæa courbaril*, diverses Rubiacées *(Cephælis ?)* et Mélastomacées *(Leandra*, etc.*)*. L'abondance inattendue de l'*Orbignya*, qui forme un peuplement presque pur, a suggéré aux botanistes brésiliens l'hypothèse de son origine humaine, ce palmier à fruits comestibles ayant pu être planté en cet endroit par les Indiens, — dont les vestiges archéologiques trouvés à proximité attestent l'existence d'anciens villages. Cette forêt aurait donc pu devoir sa conservation à des causes humaines, de même que certains au moins des bosquets de forêt haute du district préforestier ouest-africain paraissent eux aussi, avoir survécu en raison de faits humains (abri des peuplements de colatiers, forêts sacrées entourant les villages, — ces diverses causes étant probablement liées, puisque le colatier, outre sa valeur pratique, possède une signification rituelle).

Au contraire, les autres portions de la forêt primitive de la région d'Emas-Bagnassu auraient été défrichées pour établir des champs. La disparition du microclimat, le lessivage du sol privé de sa protection forestière, auraient, conjointement avec les faibles possibilités de régénération de la forêt et avec l'instauration du régime des feux, abouti à l'installation de savanes plus ou moins stables.

La vocation forestière des *cerrados* de cette région est attestée par le fait que, par endroits, des arbres assez grands, n'appartenant pas à la flore xéromorphe, y vivent, les uns plantés (manguiers, plantations d'*Eucalyptus)*, les autres plus ou moins spontanés *(Arecastrum romanzoffianum)*. Enfin, des plantations de canne à sucre y prospèrent également par places.

Les conclusions hypothétiques que suggèrent, au moins à titre provisoire, les *cerrados* de l'Etat de São Paulo, ne sauraient évidemment être inconsidérément appliquées à tous les *cerrados* sud-américains. Si ceux de la région d'Emas nous paraissent avoir remplacé une forêt tropicale instable, ceux de l'Amazonie semblent dériver de formations forestières basses et sèches, et vraisemblablement aussi avoir empiété sur des espaces primitivement couverts de forêt équatoriale.

Les formations arborescentes basses et sèches, plus ou moins denses, décrites sous le nom de *cerradão*, et répandues dans de nombreuses régions

Source : MNHN, Paris

du Brésil, pourraient, comme le pensent divers auteurs, et notamment Aubréville, avoir été à l'origine de nombreux *cerrados* actuels. La flore ligneuse du *cerradão* et du *cerrado* est en effet très semblable ; elle constitue toutefois, dans le premier, un peuplement plus dense, aux arbres et arbustes rapprochés, alors que les arbres du second sont plus ou moins espacés dans un tapis herbacé.

Dans un tel *cerradão* que nous avons pu parcourir, en compagnie de notre confrère et ami, Dardano de A. Lima, qui en a fait l'étude, sur le plateau sommital de la Serra de Araripe (altitude 950 m environ), près de Crato (Nord-Est du Brésil), les arbres, hauts d'une dizaine de mètres, et tortueux, avec un fût libre de 1 à 3 mètres, sont espacés de 10 à 15 mètres, et recouvrent un bush dense, haut de 2 à 4 mètres. Sa flore arborescente et arbustive comporte : *Annona* spp., *Dimorphandra gardneriana*, *Andira humilis*, *Bowdichia virgilioides*, *Hymenæa courbaril*, *Parkia platycephala*, *Platymenia* sp., *Mupronusa* sp., *Casearia grandiflora*, *Byrsonima murissi*, *Anacardium occidentale*, *Ximenia americana*, *Vismia* sp., *Lafœnsia* sp., *Caryocar coriaceum*, *Qualea* sp., *Plumiera* sp., etc. (1). Il est à noter que la plupart de ces espèces se retrouvent, mais en peuplement plus clair, dans les *cerrados*. Dans ce *cerradão*, un *Parkia* atteignait des dimensions énormes : diamètre du fût 1 m 30, largeur de la cime : environ 20 mètres. Le sol de ce *cerradão* est sableux, brun clair, horizontal.

Il est très possible qu'un tel *cerradão* représente un reste de la végétation naturelle de ces régions, ou du moins en soit relativement proche, n'ayant subi de la part de l'homme qu'une dégradation limitée.

Des *cerradões* comparables existent en abondance au *Mato Grosso*, où ils ont fait l'objet de remarquables études de M. H. P. Veloso.

Si ces formations arborescentes que sont les *cerradões* sont à l'origine des *cerrados* sous l'action des défrichements et des feux, nous aurions là une genèse tout à fait parallèle à celle qui est admise par de nombreux auteurs pour les savanes africaines (du moins celles de type soudanien) à partir des forêts sèches dont il ne subsiste plus que des reliques (2).

Les forêts sèches de l'Afrique tropicale

Des lambeaux, parfois très réduits, parfois assez vastes, de forêts sèches, existent en Afrique dans l'aire des savanes.

Dans les montagnes gréseuses du Soudan occidental (région de Bamako-Kita), P. Jaeger a décrit (1956) de tels lambeaux de forêts,

(1) Je remercie très vivement M. Dardano de A. Lima, l'éminent spécialiste de la flore du Nord-Est brésilien, qui a eu l'obligeance de me faire visiter ce *cerradão* et de me donner l'identification de ses principales espèces.

(2) Comme le souligne fort judicieusement Aubréville (1958, p. 10), on peut tenir pour assez vraisemblable que la végétation primitive a été détruite de façon bien plus intense et plus ancienne en Afrique qu'au Brésil central ; des civilisations agricoles, pratiquant la céréaliculture ont existé depuis des époques anciennes en Afrique, et ont entraîné la disparition presque totale, sur d'immenses espaces, des forêts sèches primitives, particulièrement au Nord de la forêt équatoriale.

Source : MNHN, Paris

manifestement reliques, conservés dans les ravins et à l'abri de seuils rocheux. La strate supérieure peut y atteindre 15 à 20 mètres. La strate herbacée y est réduite ; elle n'a qu'un degré de couverture de 1 à 5% dans certaines de ces forêts (forêts à *Gilletiodendron glandulosum)* ; le sous-bois arbustif y est peu dense. La flore de ces forêts est nettement différente de celle des savanes voisines. Pourtant certaines de leurs espèces peuvent exister en savane.

D'autres formations forestières ont été décrites dans l'Ouest africain, notamment des forêts basses à *Uapaca Somon* (Euphorbiacées). Souvent elles ont un tapis graminéen continu et peuvent être qualifiées de *forêts claires.* Parfois aussi, comme nous l'avons constaté pour des forêts à *Uapaca somon* de la région de Kankan (Haute Guinée), la strate herbacée est très réduite, voire dépourvue d'espèces savanicoles.

Au Sud de l'Equateur, de vastes forêts claires, à sous-bois graminéen, existent au Katanga. Faut-il voir en elles des vestiges de la forêt sèche climacique ? Il semblerait qu'elles n'en soient qu'une forme dégradée, puisque la suppression des feux les modifie, par réduction du tapis herbacé.

Le développement de ces forêts sèches, en Afrique, semblerait, autant que les documents réunis permettent d'en juger, plus considérable au Sud du massif forestier équatorial qu'au Nord (1). Ce fait, s'il devait être confirmé par une étude comparative des formations boisées méridionales et septentrionales, pourrait être dû à une ancienneté différente de l'action destructive de l'homme : les régions soudaniennes ont vu, depuis des temps anciens, des civilisations agricoles céréalières, alors que la civilisation pré-agricole du *Late Stone Age* (2) a survécu longtemps au Sud de la forêt équatoriale qui la protégeait de l'invasion des peuples agriculteurs néolithiques.

La flore des savanes et des cerrados

Les éléments constitutifs de la flore des savanes africaines ont été mis en lumière par Aubréville, Lebrun et d'autres :

— espèces vicariantes d'espèces forestières (*Khaya, Terminalia, Parkia, Lophira, Bombax,* etc.), manifestement issues d'un même lot floristique, et probablement dérivées de la flore forestière,

— espèces xériques sans affinités directes avec la flore forestière humide et appartenant, semble-t-il, à un lot floristique ancien,

— espèces xériques étrangères.

On peut penser que les espèces des savanes actuelles proviennent, pour une part, de forêts sèches primitives, et pour une autre part (espèces

(1) Soulignons qu'une comparaison quantitative précise se révèle toujours, dans de tels cas, difficile, les régions que l'on compare ont été étudiées par des auteurs différents, qui ont parfois pu utiliser une nomenclature différente, l'un qualifiant de *forêt claire* ce qu'un autre, en un autre territoire, aurait appelé *savane forestière.*

(2) Utilisant comme instrument de cueillette, le bâton à fouir alourdi d'une pierre discoïde percée.

Source : MNHN, Paris

herbacées héliophiles principalement), de formations herbacées naturelles, probablement édaphiques, telles que celles occupant des dômes rocheux où la forêt sèche ne put s'installer. C'est à la mise en contact, dans les savanes des plaines, des formes différenciées sur ces sommets par une évolution indépendante, que serait due, pour certains, la grande variabilité manifestée par les espèces des savanes.

Des faits tout à fait comparables s'observent dans les *cerrados* sud-américains (et dans les *cerradões*), où, à côté d'espèces vicariantes d'espèces forestières humides (*Parkia*, *Machærium*, *Vochysia*, *Bombax*, *Caryocar*, *Bauhinia*, *Miconia*, *Didymopanax*, *Aneimia*, etc.), prennent place des formes typiquement xériques (*Cochlospermum*, *Kielmeyera*, *Anacardium*, *Waltheria*, *Andropogon*, *Aristida*, etc.), dont l'origine, indépendante de la forêt humide, est vraisemblablement assez diverse, mais parmi lesquelles peut être reconnue une flore sèche vraisemblablement ancienne.

Ainsi paraît se poursuivre, sur le plan de l'opposition entre la flore forestière humide et une flore sèche ancienne, le parallélisme entre l'Afrique et l'Amérique tropicales. Malgré la présence de genres communs aux formations xériques d'Afrique et d'Amérique, témoignant d'indiscutables migrations d'espèces, le problème des contacts éventuels entre ces deux flores sèches reste entier.

***

VIII. — LES CAATINGAS AMÉRICAINES ET LES FORMATIONS ÉPINEUSES D'AFRIQUE TROPICALE SÈCHE

Le terme de *caatinga*, forme de deux mots indiens signifiant forêt blanche (claire), désigne une végétation sèche, épineuse, principalement développée dans les régions arides du Nord-Est brésilien. Par un abus de langage, ce terme a été appliqué par certains auteurs à d'autres formations xériques, très différentes (1).

La *caatinga* peut être définie, comme le souligne Dardano de A. Lima (1954, p. 9), par sa végétation constituée d'arbres et d'arbustes défeuillés en période sèche, souvent épineux, de plantes succulentes (Cactacées et quelques Euphorbiacées), de Broméliacées caractéristiques et d'herbes généralement annuelles.

D'autres caractères sont à noter dans la végétation de la *caatinga* : absence quasi-totale de lianes, épiphytes rares (à part des Lichens et quelques *Tillandsia*, qui peuvent être abondants en individus, dans certains types de *caatinga*), arbres non tortueux et dépourvus de suber épais

(1) C'est ainsi que plusieurs auteurs ont désigné sous le nom de *caatingas*, des formations forestières basses et xérophiles, existant en enclaves dans le domaine de la forêt équatoriale amazonienne.

Source : MNHN, Paris

(contrairement aux arbres des *cerrados* où ces caractères sont très accentués). La strate herbacée est discontinue et n'a, pour la plupart de ses espèces, qu'une existence temporaire.

Très nettement différentes des *cerrados* par le port de leurs arbres et arbustes, dépourvus d'écorce épaisse, par l'abondance des formes épineuses et par la structure de leur tapis herbacé, les *caatingas* s'en séparent aussi par l'abondance fréquente des Cactacées et des Broméliacées.

Elles se rapprochent des formations épineuses des régions arides de l'Afrique tropicale (domaine sahélien, dans l'Ouest africain). Il n'y a cependant pas une identité totale, en raison du caractère très particulier que leur donnent les Cactacées et les Broméliacées. Certes les formations xériques africaines peuvent présenter des espèces crassulascentes (diverses Euphorbes : *E. sudanica, E. abyssinica, E. balsamifera; Adenium obesum, Senecio cliffordianus*, etc.), mais celles-ci ne jouent en général dans le paysage qu'un rôle modeste, sans comparaison avec l'importance des Cactacées dans les *caatingas*. Quelques paysages xériques de l'Afrique rappellent cependant certaines formes de *caatingas*, notamment les peuplements d'*Euphorbia balsamifera* du Sénégal ou certains peuplements d'*Euphorbia abyssinica* d'Afrique orientale. Enfin, le rôle important des Mimosées épineuses *(Acacia)* dans les formations sèches de l'Afrique n'a pas d'équivalent dans les *caatingas* américaines (1). La différence séparant les formations épineuses d'Afrique et d'Amérique

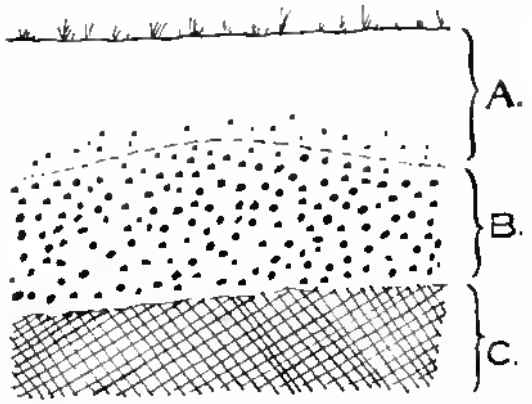


FIG. 15. — Profil d'un sol dans la plaine d'Ouricouri, dans la région des *caatingas* du Nord-Est du Brésil. A : 60 à 100 cm de sable jaune, avec, à la base, de rares gravillons ferrugineux à structure de cuirasse. B : 60 cm d'un horizon à gravillons ferrugineux très abondants. C : grès ferrugineux rouge à marbrures ferrugineuses. En B, les gravillons ferrugineux sont mélangés à des petits fragments de quartz filonien, plus ou moins émoussés.

(1) Quelques espèces d'*Acacia*, cependant, existent dans certaines formations xériques épineuses de l'Amérique du Sud.

Source : MNHN, Paris

est avant tout le résultat de leurs flores différentes. Indiscutablement, ces deux groupes de formations sont à ranger dans un même ensemble physionomique, mais ils y constituent des unités nettement différenciées.

Une autre différence, d'ordre physionomique, a été soulignée plus haut : la *caatinga* est essentiellement arborescente ou arbustive, on n'y trouve pas (ou guère) de steppes ouvertes, pauvres en arbres ou même dépourvues d'arbres. Elle se différencie ainsi des régions sahéliennes de l'Afrique occidentale. Compte tenu des faits actuellement connus, concernant la dégradation de la végétation arborescente dans le domaine sahélien, on peut penser que celui-ci possédait autrefois une végétation ligneuse beaucoup plus développée, et même de véritables boisements. Le Nord-Est aride du Brésil n'a pas eu, comme les régions sahéliennes, pendant des siècles ou des millénaires, une population d'éleveurs et d'agriculteurs ; l'action destructrice de l'homme n'y a sans doute été que bien plus tardive, et n'y a pas revêtu les mêmes formes.

Liées à une pluviosité faible (s'abaissant dans certaines régions à 400 mm par an) et souvent irrégulière (1), les *caatingas* sont essentiellement d'origine climatique (2). L'air humide de l'Atlantique, ayant perdu une grande partie de sa vapeur d'eau en escaladant les reliefs côtiers du Nord-Est brésilien, subit en redescendant sur la *caatinga* une compression et un échauffement, et ne peut fournir de condensations. Quant au front humide tropical, venant du Sud-Ouest, il n'a qu'une action humidifiante restreinte, et parfois n'atteint pas la *caatinga*. Des nuages nombreux passent au-dessus des *caatingas* du Nord-Est brésilien, mais ils ne fournissent aucune pluie en général.

Par contre, certaines montagnes dominant ces *caatingas* sont le siège de condensations notables. Le cas de la Serra Negra est bien connu : ses crêtes, à 1 000 mètres environ, portent une forêt haute. De même le plateau sommital de la Serra de Araripe porte un *cerradão* typique, c'est-à-dire une végétation notablement moins aride que la *caatinga*. Dans ce *cerradão* du plateau, vers 950 mètres, la végétation est assez dense, au point de constituer une sorte de forêt basse. Le sol subhorizontal y est sableux, d'un brun clair. La flore, dont une brève liste a été donnée plus haut, est une flore typique de *cerrado*, avec de nombreuses espèces se retrouvant dans les *cerrados* d'autres régions du Brésil.

La mise en place de cette flore des *cerrados* sur de telles buttes-témoins pose évidemment un problème, surtout lorsqu'il s'agit d'espèces qui, comme *Andira humilis*, ne possèdent pas de possibilités de dispersion à grande distance. L'hypothèse, envisagée par Dardano de A. Lima, d'un caractère relictuel de la flore de ces sommets, qui se serait à l'origine, étendue sur l'ensemble de la région, paraît assez plausible. Les conden-

(1) Certaines régions de l'aire des *caatingas* du Nord-Est brésilien possèdent des années sans pluie.

(2) Il est remarquable de constater que la *caatinga*, avec sa structure caractéristique, arrive jusque sur les rives même du fleuve São Francisco, et sur celles des lacs de barrage servant de réservoirs d'eau.

Source : MNHN, Paris

sations affectant ces sommets permettraient à ces lambeaux de la flore sèche des *cerrados* de survivre dans ces régions uniformément occupées, à basse altitude, par la *caatinga*. L'extension ancienne de la flore des *cerrados* dans ces régions, si elle a eu lieu, pourrait avoir été due soit à une continuité ancienne des plateaux, soit à une phase climatique moins aride.

Plusieurs types de *caatingas*, liés aux conditions locales, et se différenciant par leur flore et par leur physionomie, ont été reconnus dans le Nord-Est brésilien. Dardano de A. Lima (1957, p. 32 et sq.) en a tracé les caractères.

Sur le plan structural, les *caatingas* varient depuis des forêts sèches, à arbres d'une dizaine de mètres, jusqu'à une végétation arbustive plus ou moins basse, parfois éparse. Dans les régions les plus arides, les arbustes bas et en peuplement peu dense, arrivent même à se localiser dans les vallées, les crêtes restant dénudées.

Dans le *Sertão de l'Araripe*, distingué par Dardano de A. Lima, la végétation de la *caatinga*, grâce à un sol meilleur, est plus haute et plus dense.

Dans certaines *caatingas* on observe une intrusion d'espèces de *cerrados*. On en trouve notamment un exemple entre Cariri-Açu et Lavras, vers 350-100 mètres d'altitude. A des espèces typiques de *caatinga* (*Aspidosperma pyrifolium*, etc.) s'y ajoutent des espèces des *cerrados* : *Krameria tomentosa*, *Vochysia* sp., *Curatella americana*, *Cochlospermum*, etc.

L'action de l'homme sur la *caatinga* est indiscutable dans certaines régions. Nous en avons vu un exemple dans la région de Bodoco (Etat de Pernambuco), où une *caatinga* haute d'une dizaine de mètres, comportant des arbres (tels que *Ceiba pubiflora*) et des arbustes, était exploitée ; bon nombre d'arbres étaient abattus. La *caatinga* arborescente se prolongeait par une *caatinga* arbustive, — avec prédominance d'un *Croton* — qui paraissait être une forme de dégradation issue de la *caatinga* haute. Il est possible que bon nombre de *caatingas* arbustives soient ainsi une végétation dégradée par l'homme, mais il ne faudrait cependant pas généraliser ; la faible densité du peuplement humain et la rigueur de l'aridité permettent de penser que les *caatingas* basses, sur d'immenses espaces, sont très vraisemblablement une végétation naturelle.

La prédominance de la végétation arbustive ou arborescente, souvent en peuplement dense, permet de penser, comme nous le disions plus haut, que l'action destructrice de l'homme a été, dans les *caatingas*, moins importante que dans les régions homologues de l'Afrique aride, où les « steppes à épineux », plus ou moins ouvertes, portent profondément l'empreinte d'une vie pastorale nomadisant depuis des millénaires.

Des paysages botaniques rappelant les *caatingas* brésiliennes existent en d'autres contrées d'Amérique. Dans des régions d'Argentine où les précipitations sont de l'ordre de 500 mm, Hueck a décrit des forêts sèches à *Prosopis alba* et *P. nigra*, à *Aspidosperma quebracho-blanco*, à *Ziziphus mistol* ; les arbustes épineux y sont nombreux. Plusieurs

Source : MNHN, Paris

espèces sont des vicariants d'espèces de la *caatinga* brésilienne. Des Cactées céréiformes (*Trichocereus* spp., etc.) existent dans les régions arides du domaine du Chaco. On pourrait aussi citer les formations comparables du Mexique. Les rapports des flores sèches de ces diverses régions posent évidemment, d'importants problèmes paléophytogéographiques.

L'écologie de la *caatinga* a été étudiée par Rawitscher, Hueck, Morello et Patten (1952), Ferri et Labouriau (1952), Ferri (1953, 1955). En avril, dans la région de Paulo Afonso, d'après les mesures de Ferri et Labouriau, l'humidité relative, proche de 100 à 7-8 heures du matin, s'abaisse à 10 ou 50 au milieu de la journée, en même temps que l'évaporation s'y élève à 70-90 mg par minute pour 100 cm². En janvier, l'humidité relative s'y abaisse dans la journée, dans la même région, à 25%, et l'évaporation y atteint des valeurs allant jusqu'à 149 mg/min/100 cm² au milieu de la journée.

Nos propres mesures, très fragmentaires, ont donné les chiffres suivants (mesures faites au thermomètre-fronde et à l'évaporimètre de Piche) :

Date	*Heure*	*Lieu*	*Température*	*Humidité relative*	*Déficit. de satur. (valeur absolue)*	*Evap. en cm³ totale par heure (surface de 1300 mm²)*	*par min./ 100cm²*
1958							
17 oct.	14 h 30	Arcoverde	32°7	27,4	25,9		
18 oct.	5 h 30	Pulu	19°5	76,6	4,3		
19 oct.	13 h 30	Bodoco	36°5	32,3	32,9		
19 oct.	14 h	Près d'Ouricuri	35°5	30,4	31,6	0,7	0,09
20 oct.	10 h 15	Près de Parnamirim.	35°5	30,5	31,5		

***

IX. – LES FORÊTS D'ARAUCARIA DU BRÉSIL MÉRIDIONAL

Des forêts d'*Araucaria* existent dans le Sud du Brésil. Il s'agit d'*Araucaria angustifolia* (Bertoloni) O. Ktze (*A. brasiliana* Rich.) (1), bel arbre qui peut atteindre 30 mètres de hauteur, avec une largeur de 1 mètre à la base ; certains spécimens, d'après A. C. Brade (cité par Hueck, 1953, p. 19) atteindraient 1 m 60 de diamètre; ces grandes dimensions sont cependant très rares.

Une autre espèce, *A. araucana* (Molina) K. Koch (*A. imbricata* Pavon), vit dans les montagnes du Chili et en Patagonie.

La présence de ces *Araucaria* dans la flore sud-américaine différencie profondément celle-ci de la flore africaine, et traduit une différence dans l'histoire phytogéographique des deux continents. Elle apparente par

(1) Cet *Araucaria* est couramment désigné sous le nom de Pin de Parana.

Source : MNHN, Paris

contre l'Amérique du Sud au Sud du Pacifique, où ce genre austral est représenté (Nouvelle-Calédonie, Ile Norfolk).

Le genre *Araucaria* est apparu dès le Jurassique moyen en Europe ; du moins des échantillons ont-ils été identifiés comme tels ; le genre disparaît d'Europe après l'Eocène. Les Araucariées ont joué un rôle important dans les flores mesozoïques, où on les trouve depuis le Spitzberg et le Groenland jusqu'au Sud de l'Afrique et à la Patagonie (1). Leur aire s'est ensuite réduite de plus en plus. L'aire australe des *Araucaria*, dans le Sud du Pacifique et de l'Amérique, pose un problème biogéographique. Elle rappelle la distribution actuelle d'autres groupes australs, tels que les *Nothofagus* ou les Grévilléoïdées (Protéacées). Il est remarquable, de plus, de constater, dans le Brésil méridional, que la strate supérieure de grands *Araucaria angustifolia*, hauts de 20-25 mètres, recouvre une strate moyenne constituée par une forêt plus basse, où abondent couramment deux *Podocarpus*, *P. sellowii* et *P. lambertii* ; il serait tentant de se demander si cette forêt, dont les deux strates arborescentes sont constituées par des Gymnospermes, ne serait pas un vestige d'une très ancienne végétation, progressivement envahie par la flore forestière angiospermique.

L'aire des forêts d'*Araucaria angustifolia* du Sud du Brésil a été tracée de façon fort différente suivant les auteurs. Hueck, dans une mise au point plus récente (1953), attribue à ces forêts une aire principale, plus ou moins continue, comprise entre le Rio Parana et la mer, descendant vers le Sud presque jusqu'à Porto Alegre et dépassant largement Curitiba au Nord ; à cette aire principale, s'ajoutent des îlots septentrionaux localisés principalement sur les Serras côtières et s'amenuisant vers le Nord pour se terminer au 18e degré de latitude près du Rio Doce, dans l'Etat de Minas Gerais. Compte tenu des faibles possibilités de dispersion de l'espèce (les graines d'*Araucaria* ne sont pas ailées), ces îlots septentrionaux de forêt à *A. angustifolia* suggéreraient l'idée de fragments relictuels d'une aire ancienne continue, en cours de régression vers le Sud, peut-être sous l'effet d'une variation climatique récente, ou encore par suite de la compétition exercée par la flore forestière tropicale en extension depuis une époque plus ou moins reculée (2). On peut penser que, lors d'une période ancienne plus froide (comme certains faits permettent d'en imaginer au cours du Quaternaire), l'*Araucaria* a pu posséder une aire plus vaste, s'étendant vers le Nord, à basse altitude, au-delà de sa limite septentrionale actuelle. Plus tard, un réchauffement climatique, entraînant un déplacement vers le Sud des limites phytogéographiques, l'aurait fait reculer jusqu'à son aire actuelle, laissant cependant subsister plus au

(1) En raison de leur structure anatomique comparable, certains auteurs avaient rapporté aux *Araucaria (Araucarioxylon)* des fossiles qui étaient en fait, des *Podocarpus*. Peut-être l'aire ancienne des *Araucaria* devra-t-elle être revisée en conséquence.

(2) A l'appui d'une telle hypothèse pourrait être citée l'opinion de Hueck (1953, pp. 20-21) concluant à une élimination de l'*Araucaria* par la forêt dense humide subtropicale.

Rappelons aussi les arguments paléontologiques cités par Paula Couto (C. de), en faveur d'un climat ancien plus froid (voir plus loin, chapitre X, E, § 2).

Source : MNHN, Paris

Nord, quelques lambeaux relictuels de forêt à *Araucaria* en quelques stations favorables, particulièrement sur les montagnes. C'est une telle hypothèse qu'avait déjà formulée Dansereau (1950, p. 80) : « The presence of these isolated colonies in the coastal ranges can only be explained as a persistence from formerly more favorable conditions. There must have a time (during the Pleistocene or perhaps more recently) when the present cool weather of Parana extended far north of its modern

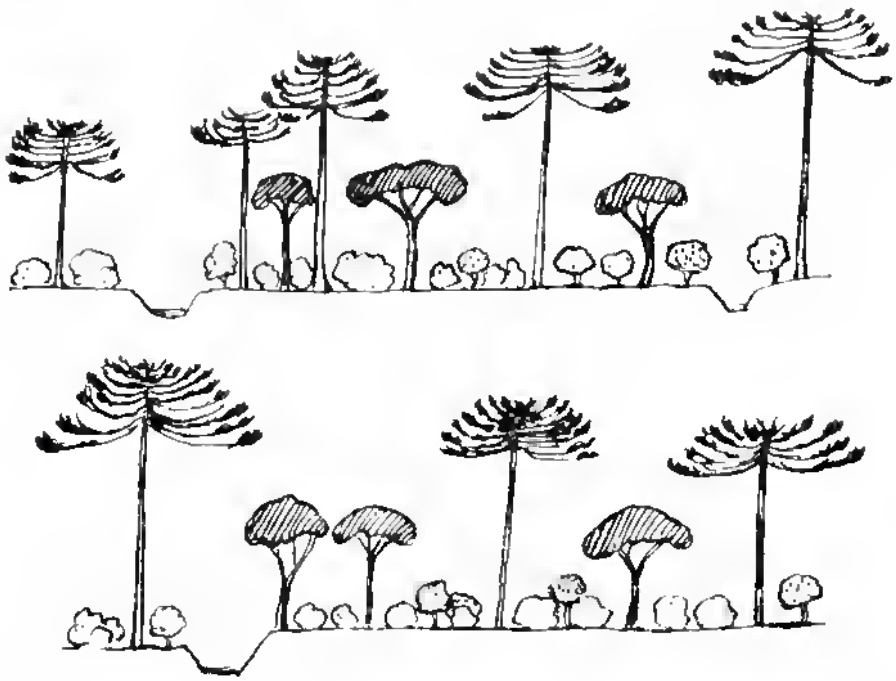


Fig. 16. — Profils schématiques de la forêt d'*Araucaria angustifolia* dans les vallées de Campos de Jordão (Sud du Brésil). En hachures obliques : *Podocarpus*. La hauteur des plus grands arbres est de 20 à 30 mètres.

confines. Later, the climate having warmed, the pines were able to maintain themselves only in a few privileged, unusually favorable spots. » Par ailleurs, il n'est pas impossible, *a priori*, que, dans quelques cas, ait pu avoir lieu un transport de cette espèce spectaculaire par l'homme ; on sait qu'il a été introduit à Espiritu Santo et y prospère.

Comme l'a souligné Hueck (1953, p. 17), ces forêts se rencontrent dans des régions où la pluviosité est rarement inférieure à 1 250 mm par an et peut même atteindre 2 000 mm (Serra do Mar). Ces pluies sont généralement localisées d'octobre à mars, mais elles se répartissent, au Sud, plus ou moins sur toute l'année. De plus, dans les serras côtières,

Source : MNHN, Paris

où ces forêts vivent en altitude, il y a lieu de noter la haute humidité atmosphérique, se traduisant par la prodigieuse abondance des épiphytes, et particulièrement des Lichens. Suivant Hueck, le climat des forêts d'*Araucaria* du Sud du Brésil appartient au type Cfa (-Cfh) de la classification de Koppen.

Les sols superficiels de ces forêts ont un pH de l'ordre de 4,2 à 5,5, d'après Maack (1948), exceptionnellement de 7, d'après Rawitscher (cité par Hueck).

Hueck souligne le caractère steppique de certains sols de l'aire de ces forêts, qui ne paraissent pas avoir pu se développer sous la végétation actuelle. En particulier peuvent se rencontrer, non seulement dans les *campos* voisins, mais aussi sous ces forêts, des latérites et croûtes limonitiques.

Se basant sur le fait que les *Araucaria* peuvent coloniser les *campos* voisins, que ces forêts paraissent en extension aux dépens de ceux-ci, et enfin que ces *campos* existaient déjà lors de l'arrivée des premiers Européens, Hueck (1953) pense (1) que les forêts d'*Araucaria*, loin d'être en régression comme la présence de vastes *campos* pourrait le suggérer, seraient au contraire en train de s'étendre, grâce à une variation climatique récente, sur l'aire de ces *campos*, qui se seraient individualisés sous un climat ancien. Enfin, d'après Hueck, se basant sur ses observations dans l'Etat de Rio Grande do Sul et sur des faits cités dans l'Etat de Parana, cette forêt d'*Araucaria* serait à son tour, envahie et éliminée par la forêt subtropicale humide (2). On aurait, d'après Hueck, la série suivante :

Campos
(formations herbeuses sans arbres)
↓
Forêts d'*Araucaria*
↓
Forêt humide subtropicale à *Cedrela fissilis*, *Phœbe porosa*, etc.

Ce schéma est tout à fait en accord avec le caractère éminemment héliophile d'*Araucaria angustifolia*, qui, comme le souligne Aubréville (1958, p. 5), ne se régénère pas dans la forêt du Parana, très dense et constituée de trois étages, le supérieur constitué par cette essence, — fait qui pose le problème de la constitution des forêts actuelles d'*Araucaria* (2). Il est vrai, note Aubréville, que dans des forêts plus méridionales, on peut trouver, mêlés aux feuillus, des *Araucaria* de toutes tailles.

(1) Tout en soulignant (*Congr. Intern. Bot.*, Paris, 1954, section 25, p. 102) l'intensité considérable de leur destruction actuelle par l'homme.

(2) On peut se demander si, au moins dans certains cas, la présence de grands *Araucaria* dans ces forêts, paraissant témoigner d'une régénération de cette espèce, ne s'expliquerait pas par l'influence des éclaircies (naturelles ou anthropiques) de la forêt, ayant

Source : MNHN, Paris

Si l'élimination des *Araucaria*, suivant ce schéma, par la forêt subtropicale, constitue un fait possible, — qui expliquerait notamment la fragmentation de l'aire des forêts d'*Araucaria* vers le Nord, où elles ne constituent que des îlots parmi les forêts denses subtropicales ou tropicales, — il paraît difficile, par contre, en raison à la fois de l'indiscutable vocation forestière de ces régions et du caractère habituellement secondaire des formations herbeuses non liées à un substrat édaphique particulier, de considérer les *campos* comme une végétation primitive. Aussi des opinions divergentes existent-elles au sujet des rapports mutuels de ces formations herbeuses avec les forêts d'*Araucaria*. Dans des régions comme Campos de Jordão, les forêts d'*Araucaria* se localisent dans les vallées et sur leurs versants inférieurs, alors que les *campos* s'étendent sur les crêtes et les pentes supérieures ; on peut évidemment penser que peut-être, ces *campos* pourraient être dus aux feux ayant, depuis une époque reculée, détruit les forêts, plus basses et plus fragiles, qui existaient à l'origine sur les crêtes. Mais aucun fait ne nous permet actuellement de conclure avec certitude. Si une telle destruction par les feux a effectivement eu lieu, nous aurions là un processus tout à fait homologue de celui admis par de nombreux auteurs pour expliquer la genèse de paysages similaires d'Afrique, où les forêts se cantonnent dans les vallées, alors que la savane occupe les pentes supérieures et les crêtes (1). En Afrique occidentale, des lambeaux de forêt (plus basse et plus fragile que celle des ravins) occupent certains points des pentes supérieures et des crêtes du Nimba et du massif de Fon, permettant de supposer que ces crêtes étaient à l'origine boisées ; le fond des vallées de ces massifs est en général occupé par des forêts plus ou moins hautes.

---

favorisé le développement des semis. Ce rôle des éclaircies naturelles dans la régénération des arbres héliophiles des forêts denses tropicales humides a été souligné par plusieurs auteurs, et notamment par Lemaire et Gilbert (Classification écol. des forêts du Congo, 1951, p. 16). Il explique par exemple, l'existence de grands *Lophira alata* dans certaines forêts denses, alors que cette essence héliophile ne se régénère pas dans le sous-bois lui-même, mais prospère bien dans les endroits éclaircis. Peut-être pourrait-on établir un parallèle avec les forêts de *Pinus merkusii* et de *Pinus khasya* de l'Indochine, qui, au moins dans de très nombreux cas, n'ont pu s'étendre que grâce à la destruction de la forêt de feuillus ; il y aurait, ici aussi, un antagonisme entre la forêt de résineux et la forêt de feuillus, cette dernière paraissant capable d'éliminer la première. Peut-être l'élimination de très nombreuses Gymnospermes depuis le Secondaire, s'est-elle effectuée par un tel processus de concurrence écologique.

Rappelons également ici le cas de *Libocedrus macrolepis*, qui existe en de rares stations du Sud-Est asiatique. Au Vietnam, dans les montagnes de Dalat, on en trouve de grands spécimens dans la forêt de feuillus, où aucun semis de cette essence ne se rencontre dans le sous-bois ; au contraire, des semis assez nombreux existent dans les régions éclaircies du thalweg ; il est fort possible que la régénération de cette espèce dans la forêt de feuillus s'est faite grâce à des éclaircies naturelles.

(1) On pourrait aussi rapprocher ces paysages de ceux des « taches stériles » des montagnes du Cambodge et du Vietnam méridional, vastes étendues herbeuses dépourvues d'arbres, qui occupent les crêtes et les pentes supérieures, alors que la forêt tropicale humide occupe les fonds de vallées et leurs basses pentes. Des lambeaux de cette forêt en certains points des pentes attestent que celles-ci étaient boisées à l'origine, et permet de penser que leur déforestation est le résultat des défrichements culturaux itinérants pratiqués par les populations montagnardes. Ces « taches stériles » herbeuses paraissent avoir, au moins dans les conditions actuelles, une grande stabilité ; leur sol est d'ailleurs, comme l'a montré Nguyen Cong Vien (1953), nettement carencé.

Source : MNHN, Paris

Toujours est-il que les forêts d'*Araucaria* du Sud brésilien ont subi, à l'époque actuelle, une destruction considérable qui, d'après les chiffres donnés par Maack, serait de l'ordre de 4 850 000 hectares.

Enfin, les faits, indiscutables, de régénération des *Araucaria* dans le paysage ouvert des *campos* permettent de voir dans ces arbres les pionniers d'une recolonisation de ces étendues par la forêt, suivant une série au cours de laquelle ils seraient peu à peu éliminés par la forêt tropicale ou subtropicale de feuillus (1).

***

X. — CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES COMPARATIVES SUR LE PEUPLEMENT VÉGÉTAL DE L'AFRIQUE ET DE L'AMÉRIQUE TROPICALES

A. — LES ÉLÉMENTS DE LA FLORE

1) Afrique

Depuis Christ (1892), mettant en évidence l'existence en Afrique d'une flore sèche, probablement ancienne, les éléments de la flore africaine ont été analysés par plusieurs auteurs, et particulièrement J. Lebrun (1947), A. Aubréville (1949), Th. Monod (1947, 1957) (2). Si les rapports mutuels des divers éléments floristiques, et particulièrement leur ancienneté relative, ne sont pas conçus par tous les auteurs de façon identique, les grandes entités suivantes n'en sont pas moins généralement admises :

— *élément forestier humide*, correspondant à la forêt équatoriale et aux forêts tropicales des régions pluvieuses ;

— *élément xérique ancien*, représenté dans les savanes et les forêts sèches, sans affinités directes avec la flore humide, et constituant vraisemblablement le reste d'une flore sèche tertiaire répandue en Afrique ;

à ces deux éléments s'ajouteraient (cf. Lebrun, 1947, p. 134) :

— *un élément xérique* (ou steppique) intrusif, comportant particulièrement des espèces asiatiques ;

---

(1) On pourrait ainsi mettre en parallèle le caractère pionnier des *Araucaria* brésiliens avec celui des Pins des montagnes de l'Indochine. Au Laos, Vidal (*Mém. Soc. Bot. Fr.*, 1958, p. 25) reconnaît la série suivante : pseudosteppe, colonisation par les Pins, forêts de Pins et feuillus, développement des feuillus et particulièrement des *Quercus*.

(2) Nous ne pouvons que rappeler ici les grands traits de ces hypothèses. Le lecteur en trouvera un exposé plus complet dans les travaux des auteurs cités, et notamment dans l'excellente synthèse de Monod (Th.) (1957).

Source : MNHN, Paris

— *un élément plus ou moins xérique affine de la flore forestière humide* (espèces xériques vicariantes d'espèces forestières) et vraisemblablement issu de celle-ci.

Si certains auteurs ont surtout insisté sur l'importance de la flore xérique ancienne, qui aurait eu, au Tertiaire, une vaste répartition en Afrique, pour être ensuite réduite, lors de l'installation de la forêt humide, à l'Afrique du Sud, et à des refuges plus ou moins restreints (montagnes), d'autres, comme Lönnberg et comme Lebrun (1947), ont au contraire, donné une importance fondamentale à l'existence ancienne, au Tertiaire, d'une forêt africaine humide s'étendant de façon continue et se prolongeant vraisemblablement en Asie du Sud.

Ainsi se trouve posé le problème de la flore tertiaire « primitive » de l'Afrique : flore forestière humide, ou flore xérique (ultérieurement refoulée au Sud par la venue de la flore forestière) ?

L'hypothèse d'une flore forestière humide à grande extension au Tertiaire a le grand avantage de faire entrevoir une interprétation des profondes analogies floristiques et faunistiques (1) entre la forêt africaine et celle d'Indo-Malaisie. La probabilité d'une pareille bande forestière humide est grande. Pourtant, comme le fait remarquer Th. Monod (1957, p. 28), les arguments paléobotaniques qui pourraient donner une base objective à cette hypothèse, restent peu nombreux et souvent discutables.

La flore fossile tertiaire (Eocène ?) du Fayoum, étudiée par Engelhardt et considérée par lui comme typiquement tropicale humide, est essentiellement constituée d'empreintes de feuilles, et l'on sait combien l'identification de tels documents est souvent sujette à caution ; dans cette flore toutefois figure un fruit indiscutable de *Securidaca*, genre typiquement tropical (2).

Inversement, d'autres faits plaident pour le caractère primitif de la flore sèche africaine. Faits géologiques d'abord : l'existence en Afrique équatoriale, au Nummulitique, de grès, traduisant un climat xérique, implique l'absence de la forêt humide à cette époque. « La grande forêt équatoriale n'a pas pu occuper ses emplacements actuels avant le Quaternaire, dont la base semble marquée par une carapace ferrugineuse. Elle a dû se trouver réduite à des refuges favorisés, d'où elle a pu repartir à la conquête de l'Afrique centrale. » (R. Furon, 1948, p. 15.)

Faits biogéographiques ensuite : la répartition africaine des groupes xériques (Protéacées, Bruyères, etc.) est à ce point de vue très caractéristique : en dehors de leur aire sud-africaine, on les retrouve, plus au Nord, sur les montagnes. Comme le souligne à juste titre Th. Monod

(1) Voir à ce sujet, Paulian (1947), Dekeyser et Villiers (1954), Monod (1957).

(2) Rappelons ici, après Emberger et Monod, combien il est hypothétique d'accorder le caractère de *tropical* à un spécimen fossile appartenant à un groupe tropical ; il existe des palmiers vivant sous des climats tempérés, ou même froids *(Ceroxylon andicola)* ; les Eriocaulacées et Annonacées, familles typiquement tropicales, ont des irradiations dans les pays tempérés *(Eriocaulon septangulare, Asimina triloba)*, etc. Ce n'est qu'en présence d'une flore fossile renfermant de nombreuses espèces appartenant à des groupes tropicaux que le caractère tropical de la flore peut être envisagé avec une probabilité suffisante.

Source : MNHN, Paris

(1957, p. 21), « les disjonctions des aires paléo-africaines si fréquentes au niveau des hautes terres orientales, des Graber à l'Océan Indien, ne peuvent s'expliquer que si la souche est localement antérieure à un peuplement hygrophile ; n'ont pu subsister que les éléments capables de s'adapter à l'orophilie ».

C'est vraisemblablement aussi au Tertiaire que se serait faite, suivant les vues de Venkata Rao (1957), la mise en place des Protéacées en Amérique du Sud et en Afrique, à partir d'un foyer australien. Or les Protéacées africaines appartiennent indiscutablement à une flore sèche ancienne.

Si de nombreux faits (biogéographiques et géologiques) plaident pour une extension considérable au début du Tertiaire d'un régime xérique et d'une ancienne flore sèche en Afrique, d'autres faits indiquent, à la même époque, l'existence d'une flore tropicale probablement forestière et à affinités indo-malaises dans les régions actuellement tempérées de l'Ancien Monde. Le très bel ensemble floristique du *London Clay* (Eocène) en Angleterre, remarquablement étudié par Reid et Chandler, constitue sans aucun doute une flore tropicale forestière humide, apparentée à l'actuelle flore indo-malaise et africaine. D'autres gisements d'une telle flore tropicale forestière sont connus en Europe au début du Tertiaire.

Ainsi le Nummulitique paraît avoir vu, d'une part, en Afrique tropicale une flore sèche, d'autre part aux latitudes moyennes une flore tropicale humide forestière.

Faut-il, comme certains l'ont pensé, voir dans ces faits la manifestation d'un déplacement de l'Equateur, qui se trouvait alors au niveau des actuelles latitudes tempérées, et qui, par la suite, au cours du Tertiaire, est descendu vers les basses latitudes pour occuper son emplacement actuel ?

Nous pensons que rien n'oblige à une telle interprétation, par ailleurs difficilement conciliable avec des faits géophysiques certains (1). Il nous paraît plus vraisemblable d'expliquer cette répartition des flores au Nummulitique par un climat général plus chaud, permettant une large remontée en latitude des flores tropicales. La carte des gisements paléobotaniques tertiaires publiée par Furon (*C. R. Soc. Biogéogr.*, 1948, 215, p. 62 et *Causes de la répartition des êtres vivants*, 1958, p. 120) est à cet égard très démonstrative. La végétation tropicale formait alors une bande beaucoup plus large qu'actuellement. C'est une opinion très semblable que soutient aussi Axelrod (1952, p. 177). Enfin, cette conception d'un climat plus chaud, ayant permis une extension en latitude des flores tropicales, est en accord avec la théorie de l'astrophysicien danois Ernst Opik, supposant une variation cyclique de l'activité thermonu-

(1) Un argument tiré de la direction d'aimantation de roches éruptives anciennes, différente de celle des roches plus récentes, mérite cependant d'être signalé. Mais même s'il devait être prouvé de façon certaine qu'il y a eu une migration du pôle magnétique, nous ne saurions rien en déduire quant à une variation ancienne du pôle géographique et des zones climatiques. Comme l'a très judicieusement fait remarquer Furon (1959, p. 28) : « Nous ne savons malheureusement pas quel rapport il y a entre pôles magnétiques et géographiques. »

Source : MNHN, Paris

cléaire du soleil, qui aurait pu être à l'origine des variations climatiques anciennes et des glaciations.

Par ailleurs, l'extension d'un regime xérique aux latitudes actuellement occupées par des flores tropicales humides, ne signifie pas non plus obligatoirement un déplacement de l'Equateur. Ne voyons-nous pas, tant en Afrique orientale que dans la *caatinga* brésilienne, un climat aride et une végétation xérique sous des latitudes proches de l'Equateur ? Ce qui importe, dans le déterminisme d'un tel régime xérique, ce n'est pas tant la latitude que le régime des vents, lui-même conditionné par le climat général et par les masses continentales et leur morphologie. De plus, les hautes temperatures qu'auraient, dans l'hypothèse en question, subies les régions équatoriales de l'Afrique, expliqueraient peut-être leur régime xérique (1).

2) Amérique

Les entités constitutives de la flore tropicale américaine présentent un remarquable parallélisme avec celles de la flore d'Afrique tropicale :

— flore forestière humide, de type équatorial, occupant le bassin amazonien et le plateau des Guyanes, et se prolongeant dans les forêts tropicales humides des régions côtières méridionales ;

— flore sèche des *cerradões* et *cerrados*, qui comporte, comme la flore des forêts sèches et savanes d'Afrique, un élément typiquement xérique et un élément apparenté à la flore forestière humide (dont il pourrait dériver) ;

— flore aride des *caatingas*, homologue, malgré les profondes particularités que lui confère la présence de familles endémiques (Cactacées, Broméliacées) des flores arides à épineux de l'Afrique.

La flore forestière humide d'Amérique tropicale présente, sur le plan générique, de nombreuses affinités avec la flore humide d'Afrique et d'Indo-Malaisie ; rarement l'identité est sur le plan spécifique *(Entada gigas)* et s'explique peut-être par un transport récent. Enfin, les flores humides américaines et africaines se distinguent l'une de l'autre par la présence de familles endémiques (Broméliacées, Caryocaracées, Vochysiacées, etc.) (2).

La flore sèche des *cerrados* et des *cerradões* renferme, d'une part des espèces appartenant à des genres également représentés en forêt (*Caryocar*, *Didymopanax*, *Parkia*, *Bauhinia*, *Bombax*, etc.), et d'autre part des espèces appartenant à des genres uniquement localisés dans ces formations xériques. Nous avons rappelé, au début de ce travail, l'existence de genres représentés simultanément dans cette flore sèche américaine et dans la flore sèche africaine : *Cochlospermum*, *Andira*, *Annona*, etc.

---

(1) C'est notamment l'idée soutenue par R. Fenos (1958, p. 98).

(2) Comme nous le rappelons plus haut, la famille des Vochysiacées, typiquement américaine, possède en Afrique, un genre, avec une espèce.

Source : MNHN, Paris

De même que l'ancienne flore sèche africaine semblerait avoir eu au Tertiaire une extension bien plus vaste, la flore des *cerrados* semble avoir occupé jadis une aire considérable en Amérique tropicale, où elle s'est trouvée par la suite morcelée en fragments (*cerrados* du Brésil central, *cerrados* de l'Amazonie, *cerrados* du Nord-Est, etc.). L'identité floristique des *cerrados* actuellement séparés les uns des autres plaide dans ce sens. L'idée de l'ancienneté de cette flore des *cerrados* avait déjà été soutenue par Ducke et Black. Les cuirasses ferrugineuses fossiles des plateaux amazoniens plaident elles aussi, pour un régime xérothermique ancien — peut-être au Tertiaire — qui aurait pu voir une telle extension de cette flore xérique. De petites enclaves de cette flore sèche localisées sur des lambeaux de cette cuirasse, pourraient être des reliques édaphiques de cette flore xérique ancienne (1).

Enfin, la flore aride des *caatingas*, très développée dans le Nord-Est brésilien, se retrouve au Mexique et en Argentine, avec des espèces et des genres affines, — ce qui laisse supposer que cette flore aride, caractérisée par des arbustes et arbres épineux, par l'abondance des Cactacées, par des genres tels que *Ziziphus, Celtis, Prosopis, Acacia, Chuquiraga,* par la présence des Broméliacées terrestres, souvent saxicoles, a pu avoir elle aussi, à une certaine époque, une extension plus grande, favorisant les migrations d'espèces. Si une partie au moins de l'aire actuelle des forêts hygrophiles a pu être occupée par la flore des *cerrados*, peut-être l'emplacement des *cerrados* actuels a-t-il été alors, au moins partiellement, occupé par une invasion de la flore des *caatingas*.

Là encore, l'existence de genres communs aux *caatingas* et aux steppes à épineux de l'Afrique *(Ziziphus, Jatropha, Acacia, Prosopis)* pose, comme nous l'avons souligné plus haut, le problème de connexions floristiques — ou d'échanges — entre les régions arides d'Amérique tropicale et d'Afrique.

B. — LE PROBLÈME DES RELATIONS FLORISTIQUES ENTRE L'AMÉRIQUE ET L'AFRIQUE TROPICALES

Le problème des contacts floristiques entre l'Afrique et l'Amérique tropicales a, depuis Engler (1905, 1910), été envisagé par de nombreux auteurs ; Schonland (1907), A. Chevalier (1933, 1938), Aubréville (1949), Th. Monod (1957).

Les considérations rappelées ci-dessus paraissent indiquer que, à côté de migrations floristiques réalisées, sur un même continent, entre la flore humide et la flore sèche, aboutissant à l'existence de vicariants (par exemple : *Parkia, Bauhinia* de forêt et de savane) auraient pris place des migrations ou des échanges africano-américains, réalisés les uns au niveau des flores sèches, les autres au niveau des flores humides.

(1) Voir plus haut (Partie VI).

Source : MNHN, Paris

Le cas des genres qui, comme *Cochlospermum*, se rencontrent à la fois dans les savanes de l'Ancien Monde et dans celles du Nouveau (mais font défaut en forêt) est particulièrement démonstratif.

Soulignons ici que les poils entourant les graines des *Cochlospermum* ont vraisemblablement facilité sa dispersion, expliquant l'aire très vaste de ce genre dans les régions sèches de l'Afrique, de l'Asie et de l'Amérique tropicale.

De même, pour les flores forestières humides, citons le cas des *Symphonia*, qui existent en Afrique, à Madagascar et en Amérique tropicale, mais font défaut dans les flores sèches de ces régions.

Quel a été le mécanisme de ces migrations ? Le cas, cité au début de ce travail, d'espèces communes, telles que *Calotropis procera* (régions sèches d'Afrique et *caatinga* brésilienne), évoque en général l'idée de transports récents et ne nous apporte aucun élément intéressant sur le plan phytogéographique.

D'autres exemples évoquent par contre l'idée de liaisons anciennes véritables. C'est le cas des *Symphonia*, qui a été remarquablement analysé par Perrier de la Bâthie (1953, pp. 86-87) : ces arbres hygrophiles n'ont aucun moyen de dispersion à grande distance, leurs fruits et leurs graines sont lourds, leur pouvoir germinatif serait bref. On est amené à supposer que leur répartition actuelle s'expliquerait par des contacts floristiques anciens entre les flores forestières humides (1).

L'absence de diffusion des familles endémiques laisse supposer que si de tels contacts floristiques ont eu lieu, ils seraient antérieurs à l'individualisation de ces familles (Broméliacées, Vochysiacées, Cactacées, etc.). La présence, quasi-pantropicale, de la Cactacée épiphyte *Rhipsalis baccifera*, ne signifie rien au point de vue phytogéographique, sa répartition paraissant, comme nous le disions plus haut, due à une dispersion sans doute récente, probablement par les oiseaux (2).

Il semble que les transports anémochores, en dehors de cas particuliers (diaspores très légères : Fougères) (3), n'aient pu jouer qu'un rôle très restreint dans les migrations transcontinentales lointaines : malgré ses diaspores de type planeur léger (4), la famille des Broméliacées, endémique du Nouveau Monde, n'a, depuis sa différenciation (qui paraît remonter au Tertiaire), essaimé vers l'Afrique qu'une espèce (*Pitcairnia feliciana* de Guinée), dont la station unique paraît indiquer qu'il n'y eut, pendant cette longue période, sur l'énorme quantité de graines produites

(1) Cf. plus haut (Partie II).

(2) De même, comme nous le disions plus haut, la présence d'une Broméliacée spontanée en un point de l'Ouest africain, paraît résulter d'un transport accidentel.

(3) Et encore faut-il tenir compte de l'ancienneté probable des groupes, chez les Ptéridophytes, dans l'interprétation de leur aire souvent vaste. Par ailleurs, il est à noter que, si les Ptéridophytes à répartition très vaste (paléotropicale, africano-américaine ou même cosmopolite) sont en nombre appréciable, les Orchidées, bien qu'ayant des diaspores de dimensions comparables, ont des aires bien moins vastes ; faut-il y voir l'effet d'une moins grande ancienneté, ou celui de la difficulté qu'apporte à leur dissémination la nécessité d'un champignon symbiote ?

(4) Tout au moins dans la tribu des *Tillandsieæ*, les *Bromelieæ* ayant au contraire des fruits charnus. Les *Pitcairnia* ont des graines sans aigrette.

Source : MNHN, Paris

par ces plantes, qu'une seule de celles-ci qui put arriver à bon port de l'autre côté de l'Atlantique. La probabilité de transport n'aurait donc été que de 1 contre un nombre énorme de milliards.

Par contre, des transports zoochores par des oiseaux fréquentant un milieu déterminé, tel que les marécages, et assurant, de ce fait, une probabilité bien plus grande de réussite, ont pu avoir lieu dès une époque ancienne. Dès l'Eocène supérieur, les principaux groupes actuels d'Oiseaux paraissent en effet constitués. Ainsi s'expliquerait l'aire très vaste présentée, non seulement par certaines espèces, mais aussi par certains genres, pourvus de petites graines et plus ou moins liés aux habitats humides (1).

Le problème des liaisons floristiques entre l'Afrique et l'Amérique sèches, reste obscur, comme l'a fort bien souligné Aubréville (1949, p. 50), qui cite quatre espèces communes à ces deux flores xériques : *Ximenia americana*, *Spondias mombin*, *Andira inermis* et *Gyrocarpus americanus*. *Spondias mombin*, plante utile par ses fruits, pourrait, comme le signale à juste titre Aubréville (1949, p. 49), avoir été répandu par l'homme. Son aire ouest-africaine plaide pour une telle dispersion anthropique. *Ximenia americana*, répandu dans les bush littoraux, pourrait avoir été répandu par les courants marins (Aubréville, p. 48), au même titre que beaucoup d'espèces littorales. *Andira inermis*, seule espèce africaine du genre, existe aussi en Amérique ; sa répartition très vaste en Afrique et le fait qu'il n'a aucune utilité pratique qui expliquerait une dispersion par l'homme, permettent de penser, comme le supposait Chevalier (1931) et comme le souligne Aubréville, qu'il serait serait peut-être « un descendant attardé d'anciennes lignées américano-africaines d'*Andira* » (2). *Gyrocarpus americanus*, enfin, possède une vaste répartition africano-asiatique, qui est évidemment un argument pour une mise en place ancienne dans son aire actuelle. Comme le dit fort bien Aubréville, cette espèce « a bien les caractères d'une espèce relique, d'un type immuable d'une flore excessivement ancienne » (A. Aubréville, *Paléohist. for. Afr. trop.*, 1949, p. 49).

De même que l'étendue de leur aire, le nombre des espèces représentant un genre dans un territoire est un argument pour une ancienneté plus ou moins grande dans l'emplacement actuel. Le genre *Ziziphus* est représenté en Amérique tropicale, par plusieurs espèces, de même qu'il en compte plusieurs dans l'Ancien Monde ; on peut donc penser que sa présence dans chacun de ces deux territoires est ancienne, soit qu'il s'agisse de la fragmentation d'une aire ancienne continue, soit qu'il y ait eu, au contraire, un transport de graines à distance. Une hypothèses semblable peut être adoptée pour les *Cochlospermum*, qui comptent plusieurs espèces dans l'Ancien Monde et plusieurs également dans le Nouveau (3).

(1) Par exemple, les genres *Cyperus*, *Burmannia*, *Drosera*, etc.

(2) Aubréville (A.). *Paléohistoire des forêts de l'Afrique tropicale* (1949).

(3) Le genre *Cochlospermum* a été identifié dans l'Oligocène du Rio Pichileufu (Patagonie) (Berry). Ce genre est représenté actuellement à la fois en Amérique du Sud, en Afrique et en Asie tropicale.

Source : MNHN, Paris

Sur le plan générique, la présence, dans les savanes africaines, de *Cochlospermum* (dont plusieurs espèces existent dans les cerrados brésiliens), d'*Annona* (eux aussi absents dans les forêts humides d'Afrique), de *Maytenus*, etc., suggère l'idée de migrations d'espèces entre les deux continents (ou d'une communauté d'origine), à une époque sans doute reculée, remontant peut-être au Tertiaire.

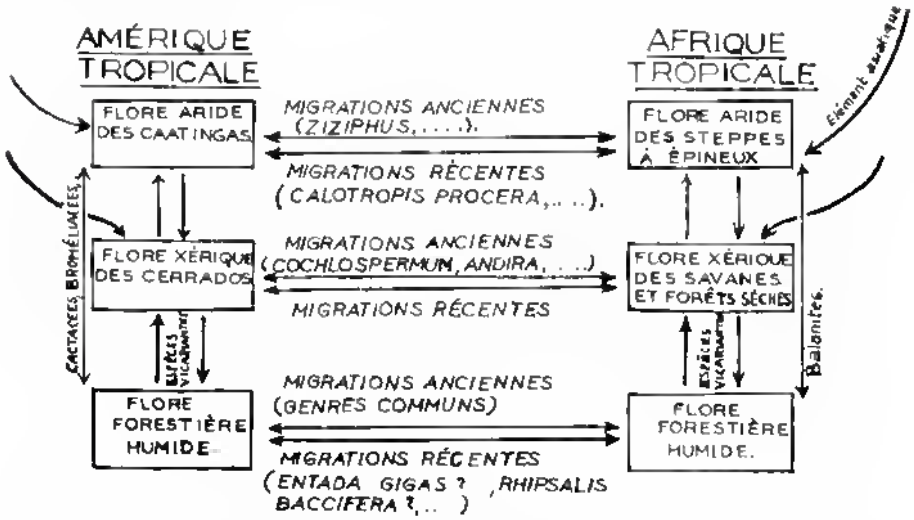


Fig. 17. — Schéma des affinités et migrations possibles entre les flores tropicales sèches et humides de l'Afrique et de l'Amérique. A côté des affinités « verticales » entre flores sèches et flores humides d'un même territoire prennent place des affinités « horizontales » entre flores homologues d'Afrique et d'Amérique. Le terme de « migrations » ne préjuge en rien du mécanisme par lequel ont pu être réalisées les affinités entre flores homologues (connexions ou transports). Ce schéma n'est nullement exhaustif, et n'a qu'une valeur provisoire; il laisse notamment place aux autres sources et migrations qui ont pu contribuer à la constitution des ensembles floristiques.

Si de telles migrations entre les flores sèches néo et paléotropicales ont eu lieu (quel qu'en ait été le mécanisme), il y a lieu de souligner que certains groupes n'y ont pas participé. Les Caryocaracées, qui existent dans les *cerradões* d'Amérique, font défaut dans l'Ancien Monde. Parmi les Ternstrœmiacées (famille qui, si on conserve sa conception actuelle, existe en Amérique et en Asie), le genre *Kielmeyera*, élément spectaculaire et très xéromorphe des *cerrados* brésiliens, fait aussi défaut dans l'Ancien Monde, malgré ses graines ailées. L'absence de tels groupes en Afrique laisse supposer que, si un contact (ou un « sub-contact », avec de faibles étendues marines à franchir) a eu lieu au Tertiaire entre les flores xériques des deux continents, ce contact est antérieur à la différenciation de ces groupes. Les documents paléobotaniques ne nous apportent cependant

Source : MNHN, Paris

pas de faits décisifs dans ce domaine : les premières Ternstrœmiacées *(Kielmeyera)* connues en Amérique datent du Pliocène.

Une remarque analogue peut être faite, en ce qui concerne les flores arides de la *caatinga* brésilienne et des steppes à épineux d'Afrique : les Cactacées, les Broméliacées (1) n'ont pas gagné l'Afrique, malgré les graines munies de dispositifs sustentateurs de beaucoup de ces dernières.

Il est particulièrement remarquable de constater que le problème des affinités entre les flores sèches de l'Amérique et de l'Afrique revêt une amplitude dépassant largement le cadre géographique africano-américain. Un certain nombre de genres communs aux flores xériques d'Afrique et d'Amérique existent aussi en Asie, où certains sont également localisés dans des régions plus ou moins arides. Le genre *Cochlospermum*, typique des savanes africaines et américaines, se retrouve dans les régions sèches de l'Inde, avec *C. religiosum* (L.) Alst. (*C. gossypium* D. C.), petit arbre qui vit dans les régions xériques de l'Inde centrale, et jusqu'en Birmanie, et atteint l'Indochine sous forme de sa variété *cambodiana* Gagnep. Le genre *Prosopis*, représenté par plusieurs espèces *(P. alba, P. chilensis, P. limensis, P. patagonica...)* dans les formations xériques de l'Amérique tropicale, centrale et australe, se retrouve en Afrique *(P. africana)* et en Asie (*P. spicigera* qui vit dans les régions arides de l'Inde : Punjab, Madras). Les *Ziziphus* existent dans les formations xériques d'Amérique et d'Afrique et se retrouvent en Asie (avec, toutefois, une amplitude écologique plus grande). Les *Acacia* se rencontrent dans la végétation aride de l'Amérique, de l'Afrique et de l'Asie (avec quelques espèces s'étendant de l'Afrique occidentale à l'Inde). Les *Celtis*, bien qu'ayant des représentants dans certaines forêts denses, existent dans les flores sèches d'Afrique, d'Amérique et d'Asie, et paraissent appartenir, dans l'ensemble, à un lot floristique xérique. Leur localisation dans les savanes et les régions australes de l'Afrique, leur présence dans le bassin méditerranéen, sembleraient indiquer qu'ils n'appartiennent pas à la flore forestière tropicale humide africaine ; ils n'ont pénétré que dans les régions périphériques du domaine forestier (forêts semi-caducifoliées). Les *Jatropha*, qui vivent essentiellement dans des formations ouvertes, souvent xériques, se rencontrent à la fois en Amérique, en Afrique et en Asie. *J. pohliana* Muell. Arg., *J. phyllacantha* Muell. Arg., *J. urens* L., *J. elliptica* Muell. Arg., ... se rencontrent dans la *caatinga* brésilienne. Ce genre ne paraît nullement lié à la forêt dense humide. « Wirkliche Urwaldbäume sind die *Jatropheæ* wohl kaum » (F. Pax, in *Pflanzenreich*, Heft 42, p. 9). Certaines sections de ce genre xérique *(Glanduliferæ, Tuberosæ, Castigliona)* existent simultanément en Amérique, en Afrique et en Asie. Pax (*Pflanzenreich*, 42, 1910, p. 9) avait déjà souligné les homologies que présentent les espèces de ce genre dans l'Ancien Monde et dans le Nouveau : « Beachtenswert aber sind die nahen Anklange in der *Jatropha*-Flora zwischen Brasilien und Ostafrika durch

(1) Le cas de *Rhipsalis baccifera* et de *Pilcairnia feliciana* paraît résulter d'un transport exceptionnel à grande distance (voir plus haut).

Source : MNHN, Paris

den gemeinsamen Besitz einander nahe verwandter Arten der *Glandulifera*; noch enger werden sie zwischen Paraguay und Südafrika durch die Sektion *Tuberosae*; und wenn Mexico in *J. macrorhiza* eine Art dieser zuletzt genannten Gruppe besitzt, so steht das im Einklange mit der Thatsache, dass vikariierende Species aus den Sectionen *Castiglionia* und *Mozinna* Ostafrika und Centralamerika in Parallele setzen. « On pourrait aussi mentionner le genre *Maytenus* (Celastracees) qui, bien que certaines de ses espèces puissent vivre dans certains types forestiers, paraît à considérer comme foncièrement xerique ; il compte des espèces xerophiles en Amérique (*M. rigida* Mart. dans la *caatinga*) et en Afrique (*M. senegalensis* Exell) ; ce genre se retrouve en Asie. Quelques espèces (*Waltheria indica*, *Gyrocarpus americanus*) existent dans les régions sèches d'Afrique, d'Amérique et d'Asie, mais l'identité au niveau de l'espèce ne permet pas d'éliminer, à coup sûr, l'hypothèse de leur dispersion récente ou du moins peu ancienne. Le cas des *Tribulus* est également à citer ; si la distribution pantropicale (et même presque cosmopolite dans les régions chaudes) de *T. terrestris* est avec vraisemblance explicable par des transports plus ou moins récents, grâce à ses diaspores accrochantes, l'existence d'espèces à aire moins vaste (telles que *T. grandiflorus* Benth. et Hook., *T. californicus* Wats., *T. brasiliensis* Spreng, en Amérique) paraît l'indice de migrations relativement anciennes ; l'hypothèse de transport zoochores à grande distance ne peut être écartée pour ce groupe. Enfin, il convient de rappeler, bien qu'il ne soit pas spécifiquement tropical, le genre *Ephedra* qui comporte des représentants à la fois dans les régions sèches de l'Amérique, de l'Afrique et de l'Asie, — fait qui laisse supposer qu'il fait peut-être partie d'un lot floristique xérique installé depuis des temps anciens dans les régions arides de l'Ancien et du Nouveau Monde.

Tous ces faits amènent à l'idée d'un ensemble floristique xérique commun à l'Afrique, à l'Amérique et à l'Asie depuis des temps probablement anciens. On admet généralement que l'élément asiatique xérique de la flore africaine proviendrait de migrations relativement récentes, postérieures sans doute à un recul de la forêt dense venue occuper au Tertiaire le territoire africain. Ce caractère récent est vraisemblablement réel pour de très nombreux groupes ; l'existence d'*Acacia arabica* et *A. senegal* en Afrique et en Asie est sans doute le fait d'une telle migration relativement récente ; il en est de même pour *Calotropis procera* et pour bien d'autres espèces ou genres. Par contre, la présence simultanée en Amérique, Afrique et Asie, avec des espèces nettement différenciées, de genres tels que *Prosopis*, *Jatropha*, *Acacia*, *Ziziphus*, *Cochlospermum*, *Ephedra*, *Celtis*, amène à penser que la mise en place de ces genres est vraisemblablement ancienne ; il y aurait donc eu des migrations anciennes entre les flores sèches de ces territoires, peut-être à la faveur de connexions terrestres, au moins temporaires. La présence en Afrique, au Nord et au Sud du massif forestier équatorial, du genre xérique *Monotes*, seul représentant africain de la famille asiatique des Diptérocarpacées, paraît indiquer une mise en place ancienne (peut-être antérieure à la venue de la forêt dense humide) et témoigner elle aussi de migrations asiatico-

Source : MNHN, Paris

africaines à une époque reculée, vraisemblablement sous un climat xérothermique. La présence d'une espèce de *Monotes* à Madagascar est un argument de plus pour la mise en place ancienne de ce genre en Afrique. La migration africano-malgache des *Monotes* pourrait être contemporaine de celle d'autres groupes, tels que les *Adansonia*.

La mise en place des groupes xériques africano-asiatiques est-elle le fait de transports à grande distance ou de migrations de proche en proche ? Il est évidemment difficile de répondre avec certitude à cette question. Certes, comme le rapporte Ridley (p. 514), d'après Monteiro, les graines de *Cochlospermum* peuvent être transportées par les oiseaux (qui placent leur indumentum dans leurs nids), et celles de *Prosopis* peuvent l'être par des herbivores (Ridley, p. 366) ; il ne semble cependant pas que ces transports puissent se faire sur de très grandes distances, par exemple, à travers un océan. L'idée de connexions (ou de sub-connexions) entre les territoires actuellement occupés par ces genres reste l'hypothèse la plus vraisemblable.

Le cas des Protéacées est lui aussi, du plus haut intérêt : celles d'Amérique appartiennent à la sous-famille des Grevilléoïdées, et celles d'Afrique à la sous-famille des Personioïdées. Il n'y a donc pas eu migration des Protéacées d'un continent à l'autre. Venkata Rao (1957) suppose qu'il y a eu, au contraire, peuplement de chacun d'eux à partir de l'Australie, où les deux sous-familles coexistent et présentent des types archaïques : « The concentration of the majority of the genera and species including the most primitive members of the family belonging to nearly all tribes in Australia shows that this continent is probably the place of origin of the family. » Cette migration des Protéacées aurait pu se faire par des voies australes : « Its present disjunct distribution in the tips of the southern continents may be due to continental drift or long-range dispersal by way of a temperate Antarctic continent in the early Tertiary times » (Venkata Rao, 1957, p. 268). A propos de cette hypothèse, par ailleurs fort judicieuse, on pourrait remarquer que, si l'Australie est effectivement le centre de dispersion dont seraient parties les Persoonioïdées vers l'Afrique et les Grevilléoïdées vers l'Amérique et vers l'Asie orientale, on ne comprend pas bien pourquoi chacune de ces deux sous-familles aurait suivi une voie différente. Cette dyssymétrie des répartitions s'expliquerait peut-être mieux si l'on admettait l'hypothèse de deux centres de différenciation distincts pour ces deux sous-familles. L'Australie aurait été un refuge où ces deux sous-familles auraient pu survivre, avec le maintien de types primitifs, — de même qu'elle a été un refuge pour d'autres groupes, animaux et végétaux.

Si des échanges ont eu lieu (quel qu'en soit le mécanisme : contact direct ou transport) entre les flores sèches d'Amérique et d'Afrique tropicales, on peut s'étonner que les Protéacées, représentants caractéristiques de l'ancienne flore sèche africaine du Tertiaire (au sens de Christ, 1892) n'aient pu passer de l'Afrique sèche à l'Amérique sèche, et que les Personioïdées n'aient pu atteindre cette dernière. On peut, à cette question, envisager deux réponses. Ou bien les contacts entre

Source : MNHN, Paris

flores sèches néo et paléotropicales n'ont eu lieu qu'avant la mise en place des Protéacées. Ceci amènerait à placer dans un passé fort lointain, ces hypothétiques contacts entre les flores tropicales sèches d'Amérique et d'Afrique. Ou bien au contraire, l'installation des Protéacées dans leur aire australe actuelle serait très ancienne ; ces plantes auraient pris place sur d'anciens boucliers separés, sud-américain et africain, eux-mêmes sans continuité à cette époque ancienne avec les régions plus septentrionales où vivait alors la flore tropicale, qui descendit ultérieurement vers le Sud, grâce à des connexions entre son aire primitive et les boucliers australx (1) (2). Cette idée de territoires australx primitivement indépendants des Empires floraux septentrionaux s'accorderait avec l'existence de groupes à répartition australe (extrême Sud de l'Amérique et de l'Afrique, Australie), tels que les Restionacées (qui auraient, de l'Australie, atteint ensuite le Sud-Est asiatique). L'abondance des Ericacées en Afrique du Sud et en Amérique du Sud (où elles sont représentées par des genres différents) plaiderait aussi, semble-t-il, pour une telle hypothèse (3).

La localisation australe de groupes doit-elle être toujours considérée comme une preuve de leur origine australe ? Des fossiles du Crétacé d'Europe ont été rapportés aux Protéacées (Viniklar, 1931). Cette famille paraîtrait aussi avoir existé au Sahara au cours du Tertiaire. Cependant, comme l'ont souligné divers auteurs, et notamment Good (1953, p. 265), les identifications de restes fossiles sont souvent hypothétiques, sinon douteuses. Si la présence ancienne des Protéacées au Nord de l'Equateur devait être confirmée, on aurait là un cas comparable à celui des *Araucaria*, qui semblent avoir eu, à une époque ancienne, une large répartition sur le globe, pour se réduire ensuite à une aire australe,

---

(1) A l'appui de cette idée de boucliers australx séparés pendant une très longue période des régions plus septentrionales, on pourrait aussi rappeler la théorie de l'ancienne flore africaine xérique de Christ, la présence de Marsupiaux en Amérique du Sud et en Australie, et le long isolement de l'Amérique du Sud, depuis le Paléocène jusqu'au Pliocène, où se rétablit la liaison avec l'Amérique du Nord.

Les répartitions actuelles amènent ainsi à une conclusion que suggèrent également les arguments d'ordre géologique, à savoir l'isolement qui, pendant de longues périodes, a régné entre les continents septentrionaux et les continents méridionaux. Cet isolement a été rompu à certaines époques par la formation d'isthmes temporaires, dont témoignent des échanges de faunes et de flores (Teilhard, *Paléogéogr.*, p. 37). Au Miocène, de nombreux groupes animaux sont communs à l'Europe et à l'Afrique, témoignant de telles migrations.

On est en droit de supposer que ces alternatives d'isolement des continents australx (permettant le maintien de groupes anciens, soustraits à la concurrence des formes septentrionales) et de connexions Nord-Sud (permettant les migrations) ont joué un rôle capital dans la constitution des répartitions floristiques actuelles.

(2) Même si un pont a existé à l'Oligocène (ce qui n'est pas prouvé) entre l'Afrique et l'Amérique du Sud, l'absence de migration des Protéacées entre les deux continents pourrait s'expliquer par le fait que cette connexion terrestre se serait établie entre des régions occupées par les flores forestières tropicales et non au niveau des régions plus australes où celles-ci auraient refoulé l'ancienne flore sèche africaine à Protéacées.

(3) Les Ericacées paraissent anciennes ; des fossiles du Crétacé et du Tertiaire ont été rapportés à cette famille ; leur mise en place en Afrique et en Amérique du Sud pourrait être ancienne, comme en témoigne la présence de genres différents dans ces deux territoires ; elle pourrait être le résultat de connexions australes anciennes, elle aussi. La présence de genres communs (*Leucothoe*, *Gaultheria*) en Amérique du Sud et en Asie orientale plaiderait pour de telles migrations australes (voire peut-être transpacifiques).

Source : MNHN, Paris

— et cela amènerait à les considérer comme un groupe très ancien, autrefois pourvu d'une aire très vaste, puis éliminé d'une grande partie de cette aire, soit par des conditions défavorables, soit par la venue des flores tropicales, pour ne subsister finalement que dans les régions australes. Quoi qu'il en soit de ces hypothèses possibles, il importe de retenir que le caractère « austral » d'un groupe n'a parfois qu'une valeur relative, limitée aux périodes récentes. Dans cette interprétation, la répartition et l'histoire de ces groupes australs s'accorderait avec une hypothèse déjà ancienne formulée par THISELTON-DYER, pour qui l'Australie serait, non un centre d'origine de groupes australs, mais un centre de conservation, où se seraient maintenus des groupes très anciens, peut-être venus du Nord, en tout cas autrefois largement répandus dans des régions septentrionales : « Australia may be regarded, then, as a centre of preservation rather a centre of origin for a vegetation of an extremely ancient type (although now doubtless much modified), which in other parts of the world has given way before more modern and more powerful forms » (THISELTON-DYER, Plant distr. as a field for geogr. research, *Proc. Roy. Geogr. Soc.*, 1878). « The extraordinary congestion in species of the peninsulas of the old world points to the long continued action of the migration southwards » (THISELTON-DYER, 1910).

Par ailleurs, la mise en place des Protéacées, dans l'Ancien Monde et le Nouveau, n'a pu se faire, semble-t-il, qu'à la faveur de connexions — ou de « sub-connexions » — terrestres, la probabilité d'un transport à très grande distance, — même pour les Protéées à fruit couvert de soies, ou pour les Grévilléoïdées à graine plus ou moins ailée, et *a fortiori*, pour les espèces à graines plus grosses, — paraissant assez faible, — et aussi sans doute à la faveur d'un climat général plus chaud, ayant permis à ces plantes de vivre dans les régions australes où auraient eu lieu ces connexions. D'ailleurs, la présence de sous-familles distinctes en Afrique et en Amérique du Sud plaide elle aussi pour une très faible probabilité de transports à grande distance de ces plantes.

Il est remarquable de constater que les Grévilléoïdées existent à la fois en Amérique du Sud et en Asie orientale (et en Australie). Certains genres *(Orites, Gevuina, Oreocallis, Lomatia)* sont connus simultanément dans les régions australo-malaises et dans la partie occidentale de l'Amérique du Sud. Fait qui rappelle l'aire de certains autres groupes, tels que les *Leucothœ* et les *Gaultheria* (Ericacées), qui existent également à la fois en Amérique du Sud et en Asie orientale.

De telles répartitions apportent un élément important à l'hypothèse de « connexions australes », pour lesquelles plaide également l'aire de groupes tels que les *Nothofagus* (et de certains Insectes qui les accompagnent) (1) ou les *Astelia*. Ces connexions australes s'accordent

(1) On sait que divers faits concordants plaident pour expliquer la mise en place discontinue, dans leur aire australe, des *Nothofagus* par des connexions terrestres. Indépendamment du faible pouvoir de dispersion de ces arbres, il y a lieu de mentionner qu'il existe une flore lichénique très affine qui les accompagne (SKOTTSBERG, DU RIETZ) ; les Champignons du genre *Cyttaria*, vivant uniquement sur les *Nothofagus*, existent des deux

Source : MNHN, Paris

elles aussi avec l'idée d'un réchauffement général plus chaud, telle qu'elle découle de la carte des gisements des flores tropicales fossiles, publiée par Erdos (1918, p. 62 et 1958, p. 129), et de l'hypothèse de l'astrophysicien Opik. Divers arguments, tirés de la répartition des flores et des faunes (Marsupiaux) amènent à considérer comme très possible l'existence de telles connexions australes qui pourraient se situer au Nummulitique, si ce n'est même déjà au Crétacé.

Peut-être de nombreuses répartitions sont-elles à expliquer par de telles migrations australes. Parmi les Insectes, la répartition de certains Brentides (Coléoptères) existant seulement à Madagascar et en Amérique tropicale, ou encore à Madagascar, en Indo-Malaisie et en Australie mais font défaut en Afrique, suggéreraient aussi une migration par le Sud du Pacifique, sous un climat différent de l'actuel et à la faveur de connexions anciennes, dont les hauts-fonds marins actuels entre le continent antarctique d'une part, l'Australie, l'Afrique et la Patagonie d'autre part, laissent entrevoir l'éventualité (1).

Si des migrations aux latitudes circumpolaires ont pu être envisagées pour expliquer certaines répartitions (et notamment les affinités des flores tempérées de l'Ancien et du Nouveau Monde à travers l'actuel détroit de Behring, ou par la voie du continent nord-atlantique qui a existé pendant une partie du Tertiaire) (2), elles ne paraissent pas, dans l'état actuel de nos connaissances, susceptibles d'expliquer les contacts et la mise en place des grands ensembles floristiques tropicaux au cours du Tertiaire.

Il importe cependant de souligner ici que l'idée, très souvent admise, d'une continuité ou de connexions anciennes des flores tropicales au niveau des Tropiques actuels, repose sur un postulat. Il n'est nullement certain que ces contacts ou ces migrations se soient toujours effectués à ces basses latitudes.

L'existence de flores tempérées et chaudes à des latitudes septentrionales au Crétacé et au Tertiaire inférieur (*Artocarpus* au Groenland,

---

côtés de leur aire antarctique. Il semblerait donc qu'il y ait eu, entre les diverses stations actuelles des *Nothofagus*, dans les régions australes, des migrations anciennes de tout un ensemble floristique. La présence des *Cyttaria*, compte tenu de la très faible probabilité de transport à grande distance des spores de Champignons parasites, illustre le rôle capital que peut jouer la phytopathologie dans l'interprétation des répartitions floristiques actuelles.

(1) Nous remercions vivement M. le Professeur B. A. M. Soares, l'éminent spécialiste des Brentides, qui a bien voulu nous fournir de précieux renseignements sur la répartition de ce groupe, pour lequel il envisage l'éventualité de migrations par le Sud du Pacifique.

(2) Et aussi la présence de groupes tempérés en certains points du monde tropical (Magnoliacées en Asie du Sud-Est et en Amérique du Sud, *Quercus* dans le Sud-Est de l'Asie et en Amérique centrale... etc.). Des migrations de Mammifères ont eu lieu au Tertiaire (de l'Eocène au Pliocène) entre l'Amérique et l'Asie, vraisemblablement par la région du détroit de Behring (Simpson, *Bull. Geol. Soc. Amer.*, 1947, pp. 613-688) ; cependant, comme le remarque Erdos (*Paléogéographie*, 1959, p. 81), l'existence de la mer ouralienne, séparant l'Europe de l'Asie, ne permet pas d'expliquer toutes les migrations par la région de Behring. La similitude profonde des faunes d'Europe et d'Amérique du Nord à l'Eocène, unique que « les communications devaient être faciles au début de l'Eocène » (Erdos, p. 81). Le continent Nord-atlantique a dû jouer un rôle important dans les migrations entre l'Europe et l'Amérique du Nord à cette époque.

Source : MNHN, Paris

Palmiers...) permet de penser, comme le dit Muller (*Paléont. Vég.*, 1913, p. 183) qu'il « semble bien que les régions circumpolaires aient été au Crétacé, le grand centre de développement pour les Angiospermes qui, de là, auraient essaimé vers l'Amérique, l'Europe et l'Asie (Berry). » On est en droit de penser que les affinités actuelles des flores tempérées de l'Ancien et du Nouveau Monde résultent d'une continuité (ou de migrations) qu'elles ont pu avoir, sous le climat plus chaud du Tertiaire inférieur, aux latitudes boréales. Il est très vraisemblable que certains groupes actuellement représentés en diverses régions du monde tropical, mais ayant leur origine au niveau des flores tempérées, pourraient devoir leur répartition actuelle à de semblables migrations circumboréales, suivies d'une migration Nord-Sud ayant abouti à leurs aires tropicales actuelles ; ce pourrait être le cas des Magnoliacées, qui existent, comme nous le rappelions au début de ce travail, en Amérique tropicale et en Asie tropicale, mais font défaut en Afrique. On peut se demander si de telles migrations ne sont pas également à l'origine de la répartition de certains groupes actuellement localisés de façon exclusive — ou quasi-exclusive — dans les pays tropicaux ; c'est ainsi que le genre *Artocarpus* (actuellement indo-malais), le genre *Dalbergia* (actuellement répandu dans les flores tropicales d'Asie, d'Afrique et d'Amérique), le genre *Ocotea*, la famille pantropicale des Ménispermacées, sont représentés dans la flore crétacée du Groenland. Certes, divers faits ont amené à l'idée d'une descente vers le Sud des flores tropicales, jusqu'à leur aire actuelle (1), mais nous ne sommes pas en droit de penser, dans l'état actuel des faits connus, que les affinités souvent étroites que présentent entre elles les diverses flores tropicales aient leur origine dans de telles migrations parallèles vers le Sud à partir d'une aire arctique ; ces migrations vers le Sud sont réelles, mais nous ne pouvons conclure qu'elles auraient eu, pour l'ensemble des flores tropicales, leur origine au niveau des régions circumpolaires ; si ce mécanisme a pu intervenir pour certains groupes anciens représentés dans les flores tropicales, il semblerait par contre, que les contacts et migrations qui ont pu intervenir entre celles-ci et expliquent leurs affinités actuelles, se situent, de façon générale, à des latitudes plus basses que les connexions qui ont assuré les affinités des flores tempérées. Si la présence des Magnoliacées, et peut-être d'assez nombreux groupes (tels que les *Dalbergia*), en divers points du monde tropical peut s'expliquer par une telle origine commune circumboréale, d'autres affinités, bien plus nombreuses, seraient le résultat d'autres connexions. Très probablement, des mécanismes divers ont pu intervenir, suivant les groupes et les époques ; les voies de ces migrations et leurs

(1) Les flores tropicales éocènes des régions actuellement tempérées en témoignent. Et une telle migration vers le Sud s'accorde avec l'idée de flores australes refoulées (ou maintenues) dans l'extrême Sud de l'Amérique et de l'Afrique (cf. ancienne flore xérique de l'Afrique tertiaire, au sens de Christ). De même, les *Araucaria* du Sud de l'Amérique pourraient s'expliquer comme des survivants d'un peuplement ancien plus étendu, éliminés des régions septentrionales par la flore tropicale suivant un mécanisme qu'illustre le dynamisme des forêts actuelles du Brésil méridional (voir plus haut, chapitre IX).

Source : MNHN, Paris

modalités (connexions terrestres complètes, ou partielles, avec une série de relais et de transports) ont vraisemblablement été assez variées. Si la répartition des Mayacacées (Amérique du Sud et Afrique) et celle des *Symphonia* suggèrent une migration transatlantique, celle des Winteracées (Amérique, Asie orientale, Australie) et des *Clethra* s'accorderaient assez avec l'idée de migrations Nord-Sud à partir d'une aire ancienne aux hautes latitudes. Malgré la présence de groupes communs avec l'Amérique tropicale et l'Afrique (comme les Protéacées), la profonde individualité de la flore et de la faune australienne semble s'opposer à l'idée de migrations d'ensemble des flores tropicales entre le Nouveau Monde et l'Ancien à travers le Pacifique Sud (1).

Les affinités des flores tropicales d'Afrique et d'Indo-Malaisie pourraient, dans le cadre de l'hypothèse d'un climat général plus chaud au début du Tertiaire, s'imaginer par des migrations à travers des régions d'Asie possédant alors un climat favorable sous des latitudes actuellement tempérées. Pourtant l'existence d'une mer uralienne séparant l'Europe de l'Asie depuis le Crétacé supérieur jusqu'à l'Oligocène, paraîtrait exclure une telle migration des flores tropicales à l'époque (Eocène) où elles se trouvaient aux latitudes septentrionales (flore du London Clay, etc.). Des migrations de Mammifères sont connues entre l'Asie et l'Afrique au Tertiaire supérieur ; il se pourrait que des migrations végétales aient également eu lieu à la même époque ; il suffirait qu'il y ait eu, dans les régions intermédiaires, un climat plus humide que l'actuel ; l'individualisation tardive de la Mer Rouge aurait permis la continuité terrestre nécessaire. La flore fossile du Kenya (Miocène ou Plio-Pléistocène suivant les auteurs), étudiée par Bancroft (1932) a livré des restes paraissant affines de groupes forestiers tropicaux actuels (Bombacées, *Symphonia*, *Drypetes*, etc.) ; des bois fossiles du mont Elgon, rapportés à la famille des Dipterocarpacées *(Diptérocarpoxylon africanum)*, attestent des migrations asiatico-africaines. En Afrique nord-orientale, sont connus, à l'Oligocène et au Miocène, les genres *Guttiferoxylon*, *Leguminoxylon*, *Acacioxylon*, *Sterculioxylon*, *Ficoxylon*, qui évoquent une flore vraisemblablement tropicale. Rappelons aussi que c'est au Tertiaire supérieur que J. F. Leroy (*Journ. Agr. Trop.*, 1957, pp. 352-354) situe la venue en Afrique orientale et australe d'une série de *Celtis* (Ulmacées)

(1) Bien que la présence de Marsupiaux à la fois en Amérique du Sud et en Australie puisse constituer, comme le souligne Fiaux (1958, p. 155), un argument pour l'hypothèse de connexions entre ces deux territoires. Une telle liaison pourrait avoir été très ancienne, elle n'implique pas forcément un contact direct, et de telles affinités peuvent n'être qu'une conséquence du refuge offert par ces territoires australs à des survivants de groupes très anciens, autrefois largement répandus.

Par ailleurs, nous avons rappelé plus haut quelques-uns des faits qui permettent d'envisager l'idée de migrations de certains groupes par le Sud du Pacifique : genres de Protéacées et d'Ericacées communs à l'Amérique du Sud et à l'Asie orientale. L'étude des *Vanilla* effectuée par R. Portères (*Rev. Int. Bot. Appl.*, 1951, pp. 290-294) a montré que les espèces américaines sont bien plus proches des asiatiques que des africaines, ce qui suggérerait l'idée de migrations transpacifiques. Bien des faits, dans la paléogéographie du Pacifique, attendent encore une explication.

Source : MNHN, Paris

issue du Sud-Est asiatique, d'où elle aurait, par ailleurs, également essaimé vers la Nouvelle-Guinée.

Le problème des relations anciennes des flores tropicales de l'Afrique et de l'Amérique reste, lui aussi, dans le domaine des hypothèses. La théorie de WEGENER ne paraissant pas devoir être retenue (1), ce n'est guère que par un pont intercontinental (ou plusieurs), continu ou subcontinu, que de tels contacts floristiques pourraient hypothétiquement être expliqués. Les faits actuellement connus ne permettent aucune conclusion certaine. Les profondes similitudes des flores d'Afrique et d'Amérique du Sud plaident pour des connexions terrestres africano-américaines, sans cependant permettre de les dater ni d'en préciser les modalités. La présence en Amérique, à l'Oligocène, de Singes et de Rongeurs hystrichomorphes rappelant les pore-épics africains avait fait imaginer un pont africano-américain ; mais les singes américains sont sans affinités avec ceux d'Afrique, et WOOD (1950) a conclu à l'apparition des Rongeurs hystrichomorphes d'Amérique par une évolution parallèle à celle des pore-épics africains, sans qu'il y ait lieu d'invoquer une connexion terrestre ayant permis une migration transatlantique. Par contre, comme l'a montré JODOT, les *Pseudoceratodes* (Mollusques d'eau douce) du Nummulitique africain, affines des *Ceratodes* américains, dont ils pourraient être les ancêtres, paraissent témoigner d'une connexion africano-américaine (ou tout au moins d'une subconnexion, par une chaîne d'îles).

Enfin, des sables considérés comme continentaux ont été dragués dans l'Atlantique, sur le seuil de Walfish. « Toutes ces observations laissent à penser que l'histoire de l'Atlantique est encore plus compliquée qu'on ne l'imaginait » (R. FURON, 1959, p. 242).

C. — LES HYPOTHÈSES POSSIBLES CONCERNANT L'HISTOIRE DES FLORES TROPICALES AFRICAINES AU COURS DU TERTIAIRE

Les faits rappelés plus haut amènent à considérer comme probables, au Tertiaire, en Afrique :

— une extension considérable d'une flore xérique ancienne, dont l'aire aurait été ensuite réduite à l'Afrique australe et aux montagnes ;

— une extension de la forêt tropicale humide, expliquant les liaisons floristiques avec les flores humides de Madagascar et d'Asie méridionale.

Ces deux faits hypothétiques, qui, dans l'état de nos connaissances, paraissent les plus aptes à rendre compte des structures actuelles, ont

(1) Bien que certains faits récemment établis aient paru lui redonner un regain d'actualité.

Source : MNHN, Paris

été à la base de schemas synthétiques de l'histoire des flores proposés par divers auteurs.

Th. Monod (1947, p. 276 et 1957, p. 23) suppose, à titre de « base de discussion », les phases suivantes :

1) Peuplement de l'Afrique « par la *Randflora* plus ou moins xérophile, qui ne semble pas avoir atteint l'Amérique » ;

2) « Régression de cette flore, réfugiée sur des montagnes et dans les déserts ou semi-déserts, remplacés ailleurs (et probablement sur une bande équatoriale complète) par une flore hygrophile, forestière, de caractère à la fois américain et oriental (paléo-asiatique). On peut se demander si ces influences ont été simultanées ou successives » ;

3) « Régression de la forêt, limitée désormais à la face Ouest du continent : l'Afrique orientale est ouverte à nouveau aux immigrations de xérophytes, méditerranéens pour une faible part, surtout orientaux (néo-asiatiques). »

Une évolution très semblable des flores africaines est envisagée par Aubréville (1949, pp. 67-69), qui admet que l'Équateur, avec sa ceinture de flore forestière équatoriale, se trouvait — en accord avec la théorie de Wegener — « à hauteur de l'actuelle Mer Méditerranée ». Le déplacement de l'Équateur vers le Sud, au cours du Tertiaire, fit descendre vers l'Afrique la flore forestière équatoriale, refoulant en Afrique du Sud la flore paléo-panafricaine xérique. Cette flore sèche « cependant n'a pas totalement disparu ; des stations refuges, surtout en montagne, des secteurs moins pluvieux vers l'Est, des discontinuités peut-être dans la barrière de la forêt humide, lui ont permis de survivre partiellement. Après de nouvelles avances vers le Sud de la bande équatoriale, le climat étant redevenu plus sec, les espèces resecapées ont pu se propager dans leurs anciens territoires, en concurrence avec la flore septentrionale sèche... » (1).

Ainsi s'impose la notion de « bastions » relictuels, où des enclaves floristiques xériques ont pu localement se maintenir malgré l'envahissement du territoire par la flore forestière humide. De tels « bastions » de flore xérique paraissent également avoir survécu dans les régions forestières de l'Amérique du Sud.

Pour hypothétiques qu'elles soient, ces vues paraissent, dans l'état actuel de nos connaissances, le mieux rendre compte des structures floristiques actuelles. Elles s'accordent également avec la présence, en Afrique équatoriale, au Numidilique, de grès paraissant traduire un climat aride, incompatible avec un régime forestier humide.

Parmi les représentants de cette flore sèche ancienne de l'Afrique tertiaire paraissent devoir figurer les Bruyères, dont Chevalier avait déjà souligné l'intérêt biogéographique et reconstitué hypothétiquement l'histoire. La répartition discontinue actuelle de ce groupe évoque bien l'idée d'aires relictuelles : *Blaeria* en Afrique du Sud, et sur les montagnes d'Afrique orientale et d'Afrique occidentale (monts Nimba), *Erica*

(1) Aubréville, *Paléohistoire des forêts de l'Afrique tropicale*, 1949, p. 70.

Source : MNHN, Paris

arborea sur les montagnes d'Afrique orientale, au Tibesti (Bruneau de Mire, 1958) et dans le bassin méditerranéen. Le port éminemment xéromorphe de ces plantes ne s'accorde nullement avec le climat souvent humide de certaines de leurs stations actuelles (monts Nimba, etc.), qui s'interpréteraient plutôt comme des refuges édaphiques où ces plantes ont pu survivre sans en être éliminées par la forêt.

Mentionnons également le cas de *Senecio cliffordianus*, Composée xéromorphe d'Afrique orientale, qui a été retrouvée récemment dans les montagnes de Hombori (Soudan occidental), par P. Jaeger.

Comme nous l'avons souligné plus haut, l'existence d'une flore paléo-panafricaine xérique au Tertiaire ne paraît pas, cependant, impliquer la nécessité d'un déplacement de l'Equateur. Le régime des vents pourrait, dans le cadre de l'hypothèse d'un climat ancien plus chaud, expliquer un tel régime xérothermique. Ou encore, également dans cette hypothèse d'un climat général plus chaud, l'absence de forêt en Afrique pourrait s'expliquer par les hautes températures, défavorables à une flore forestière humide. Cette dernière hypothèse a particulièrement été formulée par R. Furon (1958, p. 98) : « Il paraît donc bien certain qu'il y eut des moments du Tertiaire et du Quaternaire où la température des régions intertropicales fut trop élevée pour favoriser l'extension de la forêt équatoriale ».

Ces hautes températures peuvent avoir exercé leur action inhibitrice sur la végétation forestière soit par leur valeur absolue, dépassant l'optimum thermique, soit plutôt par l'abaissement du rapport $\frac{\text{Pluviosité}}{\text{Température}}$ dont les indices climatiques, tels que celui de De Martonne, montrent l'importance. Une pluviosité de 700 mm par an, qui, sous les latitudes tempérées, permet une végétation forestière, n'est compatible, sous les Tropiques, qu'avec une végétation xérique, surtout si intervient une saison sèche marquée.

D. — LES HYPOTHÈSES POSSIBLES CONCERNANT L'HISTOIRE DES FLORES TROPICALES D'AMÉRIQUE TROPICALE AU COURS DU TERTIAIRE

1) Les flores sèches

L'idée d'une flore xérique ancienne, qui serait à l'origine de la flore actuelle des *cerrados* (savanes arborées) et des *cerradões* (formations arborescentes basses) est, comme nous le rappelions plus haut, suggérée par l'analogie profonde que présentent les flores des *cerrados* actuellement séparés les uns des autres par de vastes étendues de forêt humide ou de *caatinga*. Cette interprétation hypothétique est d'ailleurs adoptée par plusieurs botanistes brésiliens.

Source : MNHN, Paris

En faveur de cette ancienneté de la flore des *cerrados* et *cerradões*, plaide aussi le fait que cette flore possède des structures xéromorphes souvent très accentuées. Les arbres ont, dans une large proportion, une couche subéreuse très épaisse, souvent crevassée. Citons, parmi les cas les plus représentatifs : *Erythroxylum suberosum*, *Connarus suberosus*, *Sweetia elegans*, *Qualea grandiflora*, *Aspidosperma* sp., etc. Souvent l'épaisseur de ce liège est si grande que les branches de ces arbres, malgré leur grande épaisseur extérieure, présentent une fragilité inattendue. Les feuilles sont coriaces, souvent épaisses. Comme l'ont montré les beaux travaux de Rawitscher et de ses collaborateurs, beaucoup de ces plantes des *cerrados* ont un appareil souterrain très développé, s'enfonçant parfois à 18 mètres de profondeur, même chez des plantes peu élevées (telles qu'*Andira humilis*, qui n'atteint que 30 cm de hauteur). Bon nombre de plantes de petite taille ont une souche ligneuse énorme et très épaisse ; le mémoire de Mlle Mercedes Rachid sur les *cerrados* d'Emas (Etat de Sao Paulo) en cite des exemples particulièrement typiques : *Cranioiaria integrifolia*, *Dorstenia opifera*, *Gomphrena prostrata*, *Cochlospermum insigne*, *Palicourea rigida*, etc. Le fait est particulièrement remarquable pour des plantes comme *Dorstenia opifera*, qui appartient à un genre présentant également des espèces herbacées hygrophiles vivant en forêt équatoriale (telles que *D. preussii* de la forêt dense africaine). L'abondance et le degré d'individualisation de ces structures adaptatives suggère qu'il s'agit d'une flore xéromorphe différenciée depuis des temps anciens.

Sur un plan plus général, il est remarquable de constater que la flore d'Amérique tropicale présente, dans son ensemble, une grande richesse d'espèces à structure xéromorphe, non seulement dans les *cerrados*, mais également dans d'autres types de végétation. Citons, par exemple, parmi les Mélastomacées (1) : *Chætostoma glaziovii* Cogn., *C. riedelianum* Cogn., qui ont un port plus ou moins ericoïde, *Microlicia viminalis* Triana, qui possède des feuilles étroites et raides, divers autres *Microlicia*. Parmi les Composées, mentionnons *Leucopholis phylicoides* Gardn., *Lychnophora rosmarinifolia* Mart., *L. uniflora* Sch. Bip., *Ayrianthus campestris* Marl., *A. empetrifolius* Mart. (à feuilles subécailleuses), *Brickellia pinifolia*, divers *Heterothalamus*, *Baccharis genistelloides* Pers., *B. articulata* Pers., *B. aphylla* D. C., *Chionolæna lychnophorioides* Sch. Bip., etc.

Certaines de ces plantes xéromorphes se retrouvent vers 2 000-2 200 mètres sur les sommets rocheux des serras côtières, pourtant soumises à un climat général très humide ; c'est le cas de *Leucopholis phylicoides*. *Baccharis genistelloides*, abondant sur ces sommets, vit aussi bien dans les Andes que dans diverses formations herbacées des serras côtières et de régions variées.

Mentionnons enfin, parmi les plantes à port xéromorphe, *Thesium aphyllum* Mart., si semblable par sa morphologie à *T. tenuissimum* Hook.

(1) Il est à souligner qu'en Afrique, la famille des Mélastomacées ne comporte pas de types xéromorphes aussi accentués.

Source : MNHN, Paris

f. d'Afrique tropicale (où il vit sur les sommets occidentaux), et *Ephedra bogotensis*.

Des échanges floristiques entre les divers îlots de flore sèche de l'Amérique tropicale ont incontestablement eu lieu. Cabrera (1953, p. 11) souligne que « la flore des régions arides du Nord du Mexique est étroitement apparentée à celle des régions arides du Nord-Ouest et du Centre de l'Argentine. Il existe un grand nombre d'espèces qui leur sont communes ou qui présentent entre elles des similitudes, comme le *Larrea tridentata* et le *Larrea divaricata*, par exemple, « qui prouvent des relations anciennes entre les deux régions ».

De tels échanges floristiques, tant entre les flores sèches du Mexique et de l'Argentine qu'entre celles des divers *cerrados* brésiliens peuvent, évidemment, être, *a priori*, envisagés soit par la voie de transports à plus ou moins grande distance entre les aires actuelles, soit par une extension ancienne des ces flores sèches sous un climat différent, suivie d'un morcellement lors du retour d'un régime plus humide. La répartition d'espèces à faible pouvoir de dispersion, telles qu'*Andira humilis* (1), plaide évidemment plutôt pour la seconde interprétation. Inversement, l'extension d'autres espèces xéromorphes à diaspores facilement transportables (Composées, par exemple) peut s'interpréter, au moins dans de nombreux cas, par des transports à plus ou moins grande distance. Il est probable, *a priori*, que les deux mécanismes ont pu, suivant les espèces et les circonstances, intervenir conjointement.

Enfin, un argument d'ordre pédo-écologique vient à son tour plaider en faveur de l'hypothèse d'un régime xérothermique ancien réalisé sur l'emplacement actuel de la forêt équatoriale : les cuirasses ferrugineuses fossiles des plateaux d'Amazonie pourraient être un témoin d'une telle phase xérique antérieure à l'installation de la sylve équatoriale.

Par ailleurs, les différences floristiques (genres caractéristiques différents, importance des Cactacées et des Broméliacées dans la *caatinga*) qui séparent les *cerrados* des *caatingas* et des formations homologues, — de même que les structures différentes de leurs arbres, — suggèrent l'existence de deux flores xériques distinctes, qui auraient sans doute évolué séparément, — bien que certains genres (tels qu'*Aspidosperma*) puissent évidemment être représentés à la fois dans l'un et l'autre de ces ensembles floristiques.

2) La flore forestière humide

La richesse de la forêt amazonienne plaide pour son ancienneté. Un argument identique est fourni par la haute différenciation adaptative de sa flore, extrêmement riche, notamment, en lianes. « L'Amazonie

(1) *Andira humilis* existe à la fois dans les *cerrados* du Brésil méridional (jusqu'au Parana) et dans ceux du Nord-Est (région de João Pessoa). Ses graines relativement lourdes ne paraissent pas capables d'une dispersion à grande distance.

Source : MNHN, Paris

dépasse toutes les autres régions tropicales du monde en ce qui concerne le nombre d'espèces végétales grimpantes » (Dugge et Black, 1951, p. 55). La différenciation systématique de sa flore plaide dans le même sens.

Pourtant il est admis que la forêt du bassin amazonien est récente sur son emplacement actuel, où s'étendent des dépôts tertiaires (souvent relevés à des altitudes de 75 à 200-300 mètres), quaternaires et récents. Des sédiments attribués au Miocène ont été reconnus en basse Amazonie.

Par contre ce bassin amazonien est encadré au Nord et au Sud par des massifs tabulaires anciens, qui ont pu, au cours de leur longue histoire, jouer un rôle dans l'évolution des flores.

Si la forêt dense est relativement récente dans le bassin même de l'Amazone, le problème se pose de l'emplacement où elle a pu subsister auparavant, et également des « bastions » où elle a pu se réfugier si, lors de phases xérothermiques, de vastes étendues de l'Amérique du Sud ont pu être occupées par les flores sèches.

3) Les faits paléobotaniques

La composition des flores carbonifères (avec des genres tels que *Glossopteris*, dont des spécimens du Sud du Brésil ont été rapportés à *G. indica* Schimper) indique des connexions avec l'Ancien Monde. Les répartitions réalisées au Crétacé supérieur (présence de Titanosaures communs à l'Amérique du Sud, à l'Inde et à Madagascar) impliquent, comme le souligne Furon (1958, p. 153), « des relations continentales antérieures ». La flore nummulitique de l'Amérique du Sud, alliée de celle de l'île Seymour et des Kerguelen (flore à *Nothofagus* et *Araucaria*) évoque des connexions antarctiques (Furon, 1951, p. 18 et 1958, p. 151).

La question des connexions terrestres entre l'Amérique du Sud et l'Afrique au cours du Tertiaire a subi des vicissitudes variées. Le pont intercontinental dit « pont des pores-épics », admis jusqu'en 1950 pour expliquer la présence en Amérique du Sud de Rongeurs hystrichomorphes apparentés à ceux d'Afrique, n'est plus accepté depuis que Wood a montré leur origine par une évolution parallèle à partir d'ancêtres communs. Les connexions afrique-américaines à l'Oligocène « restent possibles, non prouvées » (R. Furon, 1951, p. 18).

Toutes les flores fossiles de l'Amérique du Sud n'ont pas encore été étudiées. Il est cependant possible, dès maintenant, de mettre en évidence quelques points importants. E. Dolianiti a publié en 1948, une précieuse synthèse des connaissances acquises dans le domaine de la paléobotanique brésilienne. Depuis lors d'autres travaux ont été publiés, notamment par Dolianiti, Lélia Duarte, K. Beurlen et F. W. Sommer. C'est d'après ces mémoires, principalement, que nous rappellerons ici les grands traits des faits connus.

Dès le Crétacé supérieur, quelques formes connues annoncent déjà les groupes actuels : *Coccolobites* (?) *riograndensis* Maury et *Legumi-*

Source : MNHN, Paris

nosites virdi Maury (tous deux recoltés dans l'Etat de Rio Grande do Norte), *Lecythioxylon brasiliensis* Milanez (Etat de Piaui).

Celtis santosi Magalhæs, du bassin calcaire de Itaborai (Etat de Rio de Janeiro) est rapporté au Paléocène ; ses fruits ont fait l'objet d'une etude minutieuse de Berlen et Sommer (1954). L'ancienneté de ce genre au Brésil est peut-être à rapprocher du nombre relativement élevé d'espèces qu'il présente dans ce pays (16 espèces brésiliennes, sur 18 espèces en Amérique tropicale, contre 7 dans l'Ouest africain. (1) (2).

Le genre *Annona* a été identifié dans l'Eocène du Pérou *(A. peruviana)* et l'Oligocène d'Argentine *(A. coronelensis)*. Une Mélastomacée *(Melastomites miconioides)* est connue de Panama (Oligocène-Miocène).

La flore pliocène est connue d'après les gisements des Etats de Bahia, Minas Gerais et Acre, où de nombreux spécimens ont été identifiés. Il s'agit d'une flore typiquement tropicale ; nous en citerons, d'après les travaux mentionnés plus haut, un certain nombre d'espèces caractéristiques :

Musacees : *Heliconia bahiana* Berry ;

Moracées ; *Ficus* sp. ;

Annonacées : *Annona lamegoi* Duarte, *A. carnavalii* Duarte, *A. oliveiræ* Duarte, *Oxandra emygdiana* Duarte ;

Rosacées : *Chrysobalanus preicaco* Hollick et Berry, *C. precuspidatus* Hollick et Berry ;

Légumineuses : *Cæsalpinia echinataformis* Berry, *Cassia* sp., *Dalbergia ettingshauseni* Hollick et Berry, *Machærium acreanum* Maury ;

Lécythidacées ; *Couroupita ovata* Hollick et Berry ;

Combrétacées : *Combretum fonsecanensis* Berry, *Terminalia maxima* Berry ;

Myrtacées : *Myrcia rostrataformis* Hollick et Berry, *Psidium cuneatifolium* Hollick et Berry ;

Mélastomacées : *Miconia ettingshauseni* Hollick et Berry, *M. prælabicans* Hollick et Berry, *Tibouchina dollianiii* Duarte, *T. santosi* Duarte ;

---

(1) La présence de fruits de *Nipa* dans le Paléocène de Pernambuco a posé un problème intéressant de paléophytogéographie. Le genre *Nipa*, actuellement localisé dans la région indo-malaise, est connu au Tertiaire en Europe, Egypte, Afrique occidentale, Amérique du Nord et au Brésil. L'état des fruits de *Nipa* récoltés dans l'Eocène du Brésil, souvent dépourvus d'épicarpe, étaie l'idée, envisagée par Dolianiti, d'une origine étrangère de ces fruits, qui auraient été apportés au Brésil par des courants marins (E. Dolianiti, Frutos de *Nipa* no Paleoceno de Pernambuco, Brasil, *Minist. Agric. Div. Geol. e Mineral.*, Boletim 158, 1955.).

La dispersion des fruits de *Nipa* par les courants est un fait connu, et Ridley (pp. 326-327) a donné un aperçu d'ensemble de la question : « The fruits drift about in the current till they are thrown up in the mouth of a tidal river or on a muddy bank, where they can grow .. The distribution of the plant is, however, mainly due to sea-transport of the fruits, and seems to depend on the presence of large tidal rivers bringing down plenty of mud. » Les fruits fossiles de *Nipa* de l'Amérique du Nord semblent avoir été apportés d'Europe par les courants.

(2) En ce qui concerne les *Celtis*, rappelons ici les intéressants résultats de J. F. Leroy (*C. R. Ac. Sc.*, 1949, p. 1308 et *Journ. Agr. Trop.*, 1957, pp. 352-354) montrant l'existence d'une série issue du Sud-Est asiatique d'où elle se serait étendue vers l'Afrique orientale et australe, et vers la Nouvelle-Guinée.

Source : MNHN, Paris

Bombacées : *Bombax aramaryensis* Hollick et Berry ;
Ternstrœmiacées : *Kielmeyera tertiaria* Hollick et Berry ;
Anacardiacées : *Anacardites braziliensis* Hollick et Berry, *Spondias mirifica* Hollick et Berry ;
Aquifoliacées : *Ilex bahiana* Hollick et Berry ;
Célastracées : *Maytenus dasycladoides* Hollick et Berry ;
Sapindacées : *Dodonæa vera* Hollick et Berry, *Sapindus præsaponaria* Hollick et Berry ;
Styracacées : *Styrax præferruginea* Hollick et Berry ;
Malpighiacées : *Banisteria oblongifolia* Hollick et Berry ;
Méliacées : *Cedrela campbelli* Berry ;
Rutacées : *Fagara formosa* Hollick et Berry ;
Vochysiacées : *Vochysia acuminatafolia* Hollick et Berry ;
Sapotacées : *Bumelia cuneatoides* Hollick et Berry ;
Bignoniacées : *Jacaranda tertiaria* Berry ;
Apocynées : *Plumiera rubraformis* Hollick et Berry ; etc...

Dès le Pliocène, la flore est donc semblable à la flore actuelle ; de nombreux genres actuels existent déjà ; plusieurs *taxa* endémiques sont représentés (*Vochysia, Kielmeyera*). Les genres pliocènes se rattachent à des lignées qui ont participé pour une part à la constitution des flores forestières (*Cæsalpinia, Couroupita, Miconia, Cedrela, Fagara, Heliconia*, etc.), les autres à la constitution de la flore sèche des *cerrados* (*Kielmeyera, Plumiera*, etc.).

Plus au Sud, en Argentine méridionale, le gisement du Rio Pichileufu, étudié par Berry (1938) a révélé une flore moins chaude : *Ginkgo, Libocedrus, Podocarpus, Araucaria, Cassia, Ficus*, etc.

E. — LE PROBLÈME DES VARIATIONS CLIMATIQUES ET PHYTOGÉOGRAPHIQUES DEPUIS LE TERTIAIRE

1) Les variations climatiques en Afrique tropicale

De nombreux faits attestent la réalité de variations climatiques au cours du Quaternaire : faune subfossile et vestiges préhistoriques du Sahara, présence de grains de *Celtis* dans le Quaternaire ancien de la Mauritanie, stations relictes d'espèces végétales en dehors de leur aire climatique actuelle (*Erythrophleum guineense* au Nord du massif gréseux de Kita, au Soudan (1) ; *Tarrietia utilis* dans une forêt marécageuse de basse Guinée (2), etc., et inversement, présence de lambeaux de cuirasse ferrugineuse fossile en certains points de la forêt dense humide ouest-

(1) D'après les observations de Jaeger (P.).
(2) Schnell (R.). *C. R. Soc. Biogéogr.*, 1952, 248, p. 11 et *Mém. Inst. Fr. Afr. Noire*, 18, 1952, p. 104.

Source : MNHN, Paris

africaine. De telles cuirasses ne paraissent pas se former actuellement sous la forêt tropicale humide ouest-africaine (1). Scaëtta considérait ces lambeaux de cuirasse sous la forêt humide comme des témoins d'un climat ancien plus sec.

A propos des cuirasses ferrugineuses, il y a lieu de souligner qu'il en existe manifestement d'âge très différent : des cuirasses formant des niveaux d'altitudes différentes, telles que celles qui ont été observées au Nimba (où elles constituent des niveaux subhorizontaux aux altitudes 500, 850, 1 200, 1 600 m) (2), semblent bien correspondre à des niveaux d'érosion successifs, conservés, fossilisés en quelque sorte, grâce à des conditions climatiques et pédologiques ayant permis chaque fois le durcissement de leur surface en cuirasse. Préciser l'âge de ces divers niveaux à cuirasse (dont les plus élevés sont peut-être extrêmement anciens) reste encore du domaine des hypothèses spéculatives. Le niveau le plus bas (vallées majeures de la région du Niger, vallées majeures et plateaux de piedmont du Nimba) a pu cependant être supposé, hypothétiquement, correspondre à une période xérothermique du Quaternaire (3).

C'est en Afrique orientale qu'une reconstitution des phases climatiques du Quaternaire, en synchronisme avec les industries préhistoriques, a été pour la première fois établie, à la suite des travaux poursuivis au Kenya, à partir de 1926, par Leakey et ses collaborateurs. Depuis lors des phases climatiques comparables ont été retrouvées en d'autres points d'Afrique tropicale. En Afrique centrale et australe, la chronologie paraît en être la suivante, d'après Mortelmans (1947) :

Période pluviale *(Kiesegien)* correspondant à des industries préhistoriques très anciennes *(Prèchelléen)* ;
Période aride ;
Période pluviale *(Kamasien)*, correspondant à l'Acheuléen ;
Période semi-aride, avec mouvements tectoniques ;
Période pluviale *(Gamblien)* ;
Période semi-aride ;
Période humide, correspondant au Néolithique ;
Période récente, qui paraîtrait témoigner, du moins dans certaines régions (Katanga) d'une tendance au dessèchement.

Dans l'Ouest africain, Urvoy (1935, 1942) a tenté la reconstitution suivante ;

Première période humide : creusement des grandes vallées quaternaires ;

Première période sèche : durcissement des cuirasses ;

Deuxième période humide : creusement des vallées actuelles dans le fond cuirassé des vallées majeures ;

---

(1) Voir la carte des zones de cuirassement actuel dans l'Ouest africain publiée par Maignien (1958).

(2) Leclerc, Lamotte et Richard-Molard, *C. R. Ac. Sc.*, 1949, pp. 1510-1512.

(3) Plus récemment, un âge pliocène a été attribué à la surface qui, dans l'ouest africain, se localise à 200-500 mètres (cf. Rougerie, Le niveau des 200 m et les niveaux récents en Côte d'Ivoire, *Etudes Eburnéennes*, VII, 1958, pp. 223-233).

Source : MNHN, Paris

Deuxième période sèche, avec invasion dunaire ;
Troisième période humide, avec phase nouvelle de creusement des vallées mineures ;
Époque actuelle, plus sèche.

Divers auteurs, se basant notamment sur l'extension ancienne plus grande des glaciers africains lors des époques pluviales (E. Nilsson, 1940), ont cru pouvoir synchroniser celles-ci avec les périodes glaciaires d'Europe.

Une synchronisation a été admise hypothétiquement par plusieurs auteurs entre les phases climatiques du Quaternaire d'Afrique orientale et celles reconstituées en d'autres régions. Certes, il existe de profondes homologies entre les successions climatiques qui paraissent avoir affecté le Quaternaire des diverses régions d'Afrique, mais il y a lieu de souligner que de telles homologations entre périodes reconnues en ces différentes régions, n'étant pas étayées par des similitudes de documents fossiles (faunes, flores, industries préhistoriques) ou autres, revêtent forcément un caractère hypothétique et reposent implicitement sur le postulat de causes climatiques générales ayant agi sur l'ensemble de l'Afrique. Le principe de ces homologations a d'ailleurs été, à juste titre, attaqué par certains auteurs ; il n'en reste pas moins vrai que l'idée d'une synchronisation des phases climatiques du Quaternaire africain peut, à titre provisoire et en attendant une éventuelle confirmation ultérieure, subsister à titre d'hypothèse de travail ; elle ne doit par contre, nullement être adoptée comme postulat.

Si de telles alternances de périodes pluviales et de périodes xérothermiques ont affecté l'Afrique au cours du Quaternaire, on peut à juste titre, supposer que la bande de forêt tropicale humide, installée sur son emplacement au cours du Tertiaire, a subi alors une série de pulsations, s'élargissant et se contractant alternativement.

Lors de ses extensions au cours des phases humides a très vraisemblablement eu lieu une continuité entre ses deux massifs, ouest-africain et gabonais-congolais, actuellement séparés par un hiatus de savanes correspondant à la destruction de forêts moins humides (dont il subsiste des vestiges, décrits par Aubréville (1), dans le Sud du Dahomey et du Togo) : ainsi s'expliquent les profondes identités qui existent entre ces ensembles forestiers, non seulement sur le plan générique, mais aussi sur le plan spécifique — ce qui traduit des contacts récents. Nombreuses sont les espèces répandues à la fois dans les forêts humides de l'Ouest africain et de l'Afrique équatoriale. C'est sans doute à cette extension en latitude des flores humides que sont dues bon nombre de stations résiduelles d'espèces hygrophiles, subsistant, grâce à des conditions locales (édaphiques ou autres), dans des régions dont le climat général ne permettrait pas actuellement leur existence. Tel serait le cas, déjà

(1) Aubréville. Les forêts du Dahomey et du Togo (*Bull. Comité Et. Hist. et Sc. de l'A.O.F.*, XX, 1937, nos 1-2).

Source : MNHN, Paris

cité plus haut, des quelques exemplaires de *Tarrietia utilis* (Sterculiacée), espèce hygrophile (1), que nous avons rencontrés dans une forêt marécageuse de basse Guinée, région où prédominent les savanes, ainsi que de la station d'*Erythrophleum guineense* découverte par Jaeger en pleine zone soudanienne, au Nord du massif de Kita. De même les graines de *Celtis* du Quaternaire ancien de Mauritanie dateraient d'une telle extension vers le Nord des flores forestières.

Inversement, lors des phases sèches, la forêt dense humide a dû occuper une aire plus restreinte que son aire actuelle. Peut-être l'indentation vers le Sud de la lisière forestière que constitue le V baoulé a-t-elle pu atteindre la côte du Golfe de Guinée ; le massif forestier ouest-africain aurait alors été fragmenté en deux massifs plus réduits. Peut-être, lors de certaines phases particulièrement sèches, notamment entre le Kiesegien et le Kamasien, la forêt dense ouest-africaine s'est-elle trouvée réduite à des refuges peu étendus, voire édaphiques.

L'aire actuelle réduite de certaines espèces forestières, — qui n'occupent pas la totalité de leur aire écologiquement possible dans le domaine forestier, — s'explique peut-être par le fait qu'elles sont en extension, depuis la dernière phase sèche, et n'ont pas encore pu se répandre à travers le domaine forestier. Ainsi pourraient hypothétiquement s'expliquer, comme nous le mentionnons plus haut, la présence de *Chidlowia sanguinea* Hoyle (Césalpiniée) uniquement dans l'Ouest, c'est-à-dire sensiblement à l'Ouest du Sassandra, ou encore l'absence de *Lophira alata* Banks (*L. procera* Chev., Ochnacée) dans l'hinterland de Tabou (2).

2) Les variations climatiques en Amérique du Sud

a) *Historique.*

C'est peut-être à la diversité des faits qu'entraînent à la fois l'immensité de l'Amérique du Sud et la longue durée des temps, qu'est due l'apparente contradiction des interprétations relatives aux phases climatiques anciennes. Comme l'a rappelé Denis (1927, p. 22), « Keidel a démontré de la façon la plus claire que le relief des Andes, loin de nous révéler des modifications récentes du climat, démontre au contraire, que la distribution des provinces climatiques n'a pas subi depuis le Tertiaire supérieur, de modifications sensibles. Dans les Andes du Nord-Ouest argentin, le régime désertique paraît établi depuis le Crétacé et peut-être depuis le Permien. »

Dans le Nord-Est du Brésil, Branner (1911), se basant sur l'importance des dépôts fluviatiles, — où, actuellement, seuls les plus grands

(1) *Tarrietia utilis* Sprague est l'une des caractéristiques essentielles des forêts ombrophiles les plus humides, sur les sols à soubassement schisteux de la basse Côte d'Ivoire et de la haute Guinée.

(2) Voir plus haut (Partie V), la discussion de cette question.

Source : MNHN, Paris

fleuves (comme le São Francisco) peuvent maintenir leur lit, imagine l'éventualité d'une diminution de l'humidité dans ces régions.

On a également tiré argument de la présence de grands Mammifères du groupe des *Megatherium* dans le Nord-Est du Brésil, où le climat et la végétation sont plus ou moins arides, pour supposer l'existence ancienne d'un climat plus humide ayant permis une végétation abondante capable de les nourrir.

Enfin, comme le souligne C. DE PAULA COUTO (*Kriterion*, Belo Horizonte, 1958, p. 416), des arguments paléontologiques plaident pour un climat froid et humide à certaines époques du Pléistocène. En effet, dans les cavernes des Etats de Minas Gerais et de Bahia, on trouve les restes d'animaux *(Lama, Arctotherium)* alliés d'espèces vivant actuellement dans des climats plus froids (Andes, Patagonie).

D'autres séries de faits ont permis à CAILLEUX et TRICART (1957) de supposer « une certaine fixité des zones climatiques » dans le Nord-Est du Brésil : limites biogéographiques bien tranchées entre forêt, savane et brousse à épineux ; différences profondes des sols : argiles épaisses sous les forêts, sols sableux minces sous les forêts claires, sols très réduits sous les brousses épineuses. L'existence d'espèces endémiques dans la *caatinga* leur suggère de plus l'idée d'une longue évolution sur place. Enfin, les auteurs notent, à l'appui de leur opinion, l'absence de sables éoliens, de galets colisés et de traces de climat aride.

Par contre, plus au Sud, les mêmes auteurs pensent pouvoir conclure à l'existence de « traces de périodes plus sèches que l'actuelle » : glacis d'érosion, rides de sables paraissant édifiées par le vent.

Plus au Sud encore, dans la région de Rio de Janeiro et São Paulo, il y aurait eu, d'après les mêmes auteurs, des oscillations paléoclimatiques nettes, qui expliqueraient l'existence de niveaux superposés jusqu'alors considérés comme des terrasses eustatiques (J. DIAS DE SILVEIRA, 1952).

b) *Les cuirasses ferrugineuses.*

Bien que le mécanisme de leur formation soit encore, — malgré diverses hypothèses, — pratiquement inconnu, les cuirasses ferrugineuses sont généralement considérées comme nées sous un climat chaud, comportant l'alternance d'une phase sèche et d'une phase pluvieuse ; du moins semble-t-il qu'il ne s'en forme pas actuellement sous la forêt dense humide. Aussi certains auteurs ont-ils pensé, à la suite de SCAËTTA, que la présence de cuirasses ferrugineuses fossiles était un argument pour un climat ancien xérothermique.

L'immensité du territoire sud-américain n'a pas permis que soit, jusqu'à présent, établi un tableau d'ensemble de ses cuirasses et de leur répartition. Nous ne disposons encore que de données fragmentaires.

Des cuirasses ou des « concrétions » ferrugineuses ont été à maintes reprises signalées en des lieux variés du Brésil.

Dans l'Etat de Rio Branco, sur les confins du Venezuela, A. TEIXEIRA GUERRA (1957, pp. 27, 28, 34, 38, 69, etc.) signale de telles formations :

Source : MNHN, Paris

croûte de concrétions latéritiques d'une épaisseur de 3 mètres, en profondeur, à Bôa Vista. Cette roche latéritique *(Canga)* forme parfois de très gros blocs (cf. photo fig. 18, p. 29).

Dans l'Etat de Rio Branco encore, le même auteur a pu observer des brèches et conglomérats latéritiques (pp. 34, 38) ; les angles bien conservés des fragments de granit inclus dans les brèches témoignent d'un transport réduit (p. 38).

Dans quelques cas, le niveau à concrétions latéritiques est superficiel (profil p. 69 concernant la region de l'igarapé Agua Boa, à 20 kilomètres de Boa Vista).

Dans le territoire d'Amapa, en basse Amazonie, A. T. Guerra (1954, pp. 155-156) signale des concrétions ferrugineuses et même de véritables croûtes ferrugineuses (« verdadeiras crostas furmadas pela piçarra ») ; la figure 114 (p. 157) de son travail montre un véritable niveau constitué par les gros blocs contigus de cette roche ferrugineuse. Au kilomètre 8 de la route Macapá-Clevelandia, existe un niveau ferrugineux (« crosta de concreções ferruginosas ») sous 0 m 20 d'argile (fig. 120, p. 163), et dans le même profil se rencontre plus bas (à 0 m 60 de profondeur) un second niveau de roche ferrugineuse (« *canga* ») : « assim vemos duas camadas de concreções ferruginosas : uma a 20 centimetros de profundidade e outra á 60 centimetros » (p. 163).

A Amapá, A. T. Guerra (1951, p. 177) a pu observer, à Ponta dos Indios, sur le bord de l'Oiapoque, une terrasse de 5 mètres au-dessus du fleuve, comportant une falaise de conglomérat ferrugineux.

A Amapá, également, A. Magnanini (1953, p. 276, ...) a étudié des niveaux à concrétions ferrugineuses, petites et dures, qui peuvent être superficielles, et pose le problème du processus de leur formation, soit sous forêt soit sous une végétation non forestière.

W. Egler a pu observer, dans la région de Trombetas, un niveau de roche ferrugineuse, sous forêt, sur des plateaux (renseignement inédit qu'a bien voulu me communiquer M. W. Egler).

Près de Guajara-Mirim, à proximité de la frontière bolivienne, A. T. Guerra (1952, p. 420) a rencontré des blocs de latérite sous la forêt, où ils affleurent.

Des cuirasses ou blocs ferrugineux ont été signalés en bien d'autres régions. Dans l'Etat de Minas Gerais, on trouve, à Itabira, une cuirasse ferrugineuse très semblable à celle qui existe en Afrique occidentale, dans les monts Nimba. Au Parana, dans le Sud du Brésil, R. Maack (*Bull. geogr.*, 84, p. 1425) signale des croûtes latéritiques qu'il considère comme anciennes (Quaternaire ancien ?).

Ce bref et incomplet aperçu historique montre combien la question des cuirasses ferrugineuses du Brésil a déjà été étudiée.

L'existence de cuirasses ou de niveaux à gravillons ferrugineux durs en certains points de l'aire de la forêt amazonienne est indiscutable. La localisation, mentionnée plus haut, du niveau à cuirasse sur des plateaux de même altitude, en basse Amazonie (région du Rio Guama) est à noter. Sans doute les conditions climatiques qui virent l'individualisation de

Source : MNHN, Paris

cette cuirasse ont-elles été synchrones d'une extension beaucoup plus grande de ces plateaux, actuellement très réduits par l'érosion. La fissuration en blocs de ces cuirasses témoigne de leur ancienneté. Il est souhaitable qu'une étude géologique et morphologique détaillée vienne préciser l'âge de ces cuirasses, qui est peut-être à rapporter au Tertiaire (?).

Les niveaux meubles riches en gravillons ferrugineux (ayant la même structure que la cuirasse) que l'on rencontre dans la même région du Rio Guama nous paraissent bien résulter du transport de débris provenant de la cuirasse des plateaux détruite par l'érosion. A l'appui de cette interprétation, on peut citer le fait qu'en certains points, des galets de même taille peuvent se rencontrer dans ces mêmes niveaux, mêlés aux gravillons ferrugineux.

Le niveau à cuirasse observé à 80 mètres environ sur les plateaux de la région du Rio Guama, près de Belém, pourrait être le même que celui du lambeau de cuirasse horizontal du sommet de la Serra da Cruz (environ 100 mètres d'altitude) près de Santarem.

D'autres lambeaux de cuirasses existent en Amazonie à un niveau plus bas. Nous avons cité le niveau à cuirasse disséquée en blocs qui se trouve à Belém (visible dans la tranchée du canal d'adduction d'eau) à une altitude d'environ 15 mètres. La cuirasse de Santarem (terrain de la F.A.O.), à une altitude qui paraît être d'approximativement 20 mètres, paraît correspondre à un même niveau. Il semblerait donc qu'il y ait là, dans la région Belém-Santarem, deux niveaux horizontaux à cuirasse ancienne, l'un à 15-20 mètres environ, l'autre à 70-100 mètres approximativement, ce qui laisse supposer qu'il y a eu dans ces régions au moins deux phases climatiques ayant permis l'individualisation de cuirasses.

Dans le Nord-Est du Brésil, il est remarquable de constater qu'il ne semble pas exister de cuirasses sous la *caatinga*. Du moins nous n'en avons jamais rencontré lors de nos randonnées à travers les Etats de Pernambuco et de Paraïba et le Sud du Céara. D'autres auteurs ont fait la même constatation. Les sols de la *caatinga* sont partout squelettiques, sableux ou gravillonneux. Si l'absence de cuirasses dans la *caatinga* devait se confirmer, il appartiendrait à des travaux futurs de tenter de préciser si ce fait est dû à une grande ancienneté du régime subdésertique actuel, ou au contraire à l'ablation d'un ancien niveau à cuirasse par une érosion favorisée par l'absence d'une couverture végétale assez dense pour protéger les sols.

Le Nord-Est du Brésil n'est cependant pas entièrement dépourvu de vestiges de roches à structure de cuirasse.

Près du terrain d'aviation d'Ouricuri (Etat de Pernambuco), une carrière de sable a mis en évidence, dans une plaine horizontale, un niveau riche en gravillons ferrugineux à structure de cuirasse. Il est fort possible que ce niveau soit allogène, et que les gravillons proviennent de la destruction d'une ancienne cuirasse qui se serait trouvée à un niveau plus élevé.

Sur la Serra de Araripe, aux alentours de 800 mètres, existe une roche

Source : MNHN, Paris

profondément ferruginisée, qui possède plus ou moins, au moins par endroits, l'aspect d'une cuirasse.

A proximité de la ville de João Pessoa (Etat de Paraiba), près de la chapelle de Nossa Senhora da Penha, qui domine la côte, existe un niveau de cuirasse, en place, riche en grains de quartz, dissociée en gros blocs approximativement à 15 mètres au-dessus de la mer.

Il est trop tôt pour conclure, mais l'existence, au moins locale, d'une cuirasse à l'altitude 15 mètres est à retenir. On peut se demander si elle n'est pas homologue de la cuirasse inférieure de Belém et de Santarem. Par ailleurs, il serait utile que des recherches précisent l'existence de restes de cuirasse à un niveau plus élevé.

Il est remarquable de constater que les sols, dans la région de Rio de Janeiro à São Paulo, sont essentiellement des sols meubles rouges (parfois aussi beiges), souvent très épais (plus de 10 mètres), renfermant fréquemment des blocs arrondis de la roche éruptive originelle. Ce sont là des sols forestiers typiques, vraisemblablement en relation avec le climat humide et la présence de forêts tropicales plus ou moins hygrophiles. Nous n'avons pas eu l'occasion, au cours de nos randonnées dans la région de Rio de Janeiro-São Paulo, d'y rencontrer des cuirasses ferrugineuses. S'il en a existé, elles ont vraisemblablement disparu sous l'effet de l'érosion considérable due à la haute pluviosité. Si cette disparition est totale, cela semblerait témoigner d'une longue durée du régime forestier actuel, en même temps que de l'intensité des processus de l'érosion dans ces régions à très haute pluviosité (1).

Il est encore trop tôt pour que le phytogéographe puisse, de ces faits encore incomplètement connus, ébaucher des conclusions quant à l'histoire ancienne des flores. Quelques faits cependant sont à retenir. L'existence de lambeaux de cuirasses fossiles sur certains plateaux d'Amazonie paraît, comme nous le suggérions plus haut, indiquer l'existence d'un régime ancien xérothermique, sous lequel les flores sèches (peut-être la flore des *cerrados*) auraient pu avoir une grande extension en Amérique du Sud — extension qui expliquerait les profondes affinités floristiques des *cerrados* actuellement séparés les uns des autres. S'il devait se confirmer qu'il existe deux niveaux à cuirasse dans ces régions, on aurait un argument pour penser que les flores sèches ont peut-être eu deux périodes (au moins) d'extension. Il resterait, de plus, à préciser, par les méthodes géologiques et morphologiques, l'âge de ces cuirasses, ce qui permettrait de tenter une chronologie des variations anciennes de la végétation.

Dans le Nord-Est du Brésil, l'absence de cuirasses sous les *caatingas* gagnerait à être étudiée dans le cadre des phénomènes d'érosion. Il est par ailleurs intéressant de noter l'absence de formation actuelle de cuirasses sous le climat de la *caatinga*, manifestement trop aride.

***

(1) Il appartiendra à des travaux futurs de rechercher s'il subsiste dans ces régions, des vestiges de cuirasses, comme il en existe plus au Nord.

Source : MNHN, Paris

XI. — CONCLUSIONS GÉNÉRALES

C'est, à vrai dire, surtout par des questions et des problèmes ouverts que peuvent se conclure les considérations précédentes. De l'histoire des flores, clef des structures botaniques actuelles, nous échappent à la fois les connexions anciennes afro-américaines et les balancements alternés des flores sèches et des flores forestières humides, dont nous ne pouvons qu'entrevoir de loin la réalité.

Pourtant, par-delà les profondes affinités floristiques qui unissent l'Afrique et l'Amérique tropicales, et traduisent d'indiscutables mais inconnues migrations anciennes, par-delà les saisissantes homologies des paysages végétaux, qui traduisent les similitudes des conditions mésologiques, s'entrevoient d'autres homologies : homologie des problèmes écologiques et des successions, les *cerrados* américains pouvant, semble-t-il, être issus de la destruction de *cerradões* ou parfois de forêts tropicales plus ou moins humides, de la même façon que les savanes africaines peuvent remplacer, suivant les cas, soit des forêts sèches, soit des forêts denses ; les problèmes de la régénération de la grande sylve humide, de la savanisation, de la dégradation des sols, semblent bien revêtir des aspects très semblables (1). Homologies aussi sur le plan de la différenciation et de l'histoire des flores ; en Amérique comme en Afrique, la flore forestière humide s'oppose à la flore sèche des savanes et des *cerrados* et à la flore xérique des formations épineuses. Si la présence d'espèces vicariantes permet, en Amérique comme en Afrique, de tenir pour vraisemblables des différenciations d'espèces savanicoles à partir d'espèces forestières, d'autres éléments paraissent propres aux flores sèches (*Cochlospermum*, *Ziziphus*, etc.) (2) et semblent témoigner de leur profonde différenciation et de leur probable ancienneté. Enfin, en Amérique comme en Afrique, des variations climatiques anciennes ont dû voir à certaines époques une extension des flores sèches sur le domaine des actuelles flores humides, mais nous ne pouvons encore rien affirmer quant à un éventuel synchronisme de telles variations de part et d'autre de l'Atlantique.

(1) Avec, bien entendu, des modalités différentes, liées à la différence qu'a présentée, dans ces territoires, l'action anthropique.

(2) Comme nous l'avons rappelé plus haut, le genre *Ziziphus* peut exister, dans le Sud-Est asiatique, dans des formations non xérophiles. Ce n'est donc qu'en Afrique et en Amérique que ce genre peut être considéré comme typique des régions plus ou moins arides.

Source : MNHN, Paris

RÉSUMÉ

Ce travail cherche à récapituler un certain nombre de faits actuellement connus concernant les homologies du peuplement végétal entre l'Afrique et l'Amérique tropicales.

Les affinités floristiques entre l'Afrique et l'Amérique tropicales ne dépassent généralement pas le plan générique. Elles n'atteignent le plan spécifique que dans certains cas, particulièrement pour certaines espèces côtières, marécageuses, rudérales. Parallèlement aux affinités entre les flores forestières humides des deux continents, on note des affinités entre leurs flores sèches (*Annona*, *Cochlospermum*, *Ziziphus*, *Andira*, etc.).

Aux homologies des types de végétation s'ajoutent de profondes similitudes dans leur dynamisme et leurs formes de dégradation.

Les clairières de *cerrados* de la forêt amazonienne, comparables par leur flore aux *cerrados* d'autres régions, dont la barrière forestière les sépare, pourraient, au moins dans certains cas, avoir été peuplées à partir de stations refuges (collines rocheuses) où auraient survécu des espèces xériques dont on peut supposer qu'elles ont eu jadis, sous un climat différent, une extension beaucoup plus grande, facilitant les migrations d'espèces. La présence de lambeaux de cuirasses ferrugineuses, sur des plateaux, dans l'aire de la forêt amazonienne, est un argument pour penser qu'a pu exister jadis une période xérothermique ayant permis une telle extension de la flore sèche. Il importerait de pouvoir dater ces cuirasses avec précision.

De même que les savanes africaines peuvent avoir succédé, suivant les cas, soit à des forêts sèches, soit à des forêts denses plus hygrophiles, les *cerrados* brésiliens paraissent avoir, comme l'ont déjà souligné plusieurs auteurs, des origines diverses. Beaucoup sont probablement des formes de dégradation d'une végétation arborescente basse appelée *cerradão*, qui occupe de vastes espaces au Brésil, d'autres semblent au contraire occuper des emplacements où s'étendait à l'origine une forêt dense plus ou moins humide. Enfin, certaines des formations herbeuses d'Amazonie paraissent bien être naturelles et constituer des stades pionniers de la colonisation végétale.

SUMMARY

The aim of this work is to make a brief recapitulation of the facts concerning the homologies between tropical Africa and America, chiefly Brazil. The floristical affinities generally do not exceed the level of the genus ; they reach the level of the species only in certain cases, particularly any species of the littoral vegetation, of swamps, and ruderal plants. Beside the affinities between the rain-forest floras of the two continents, there are affinities between their dry floras (*Cochlospermum*, *Annona*, *Ziziphus*, *Andira*, etc.).

Parallelely to the homologies of the vegetation types, deep similarities in their dynamism and degradation forms take place.

Source : MNHN, Paris

The clearings of *cerrados* in the rain-forest of Amazonia, comparables by this flora to the *cerrados* of other countries of the Brazil, from which they are separated by the rain-forest barrier, would can be peopled by plants issued from «shelter-stations» (rocky hills), who xeric species have survived, which have had perhaps, under a different climate, an extension much greater, making easier the migrations of species. The presence of strips of ferruginous stone (laterites) on table-lands, in the area of the amazonian rain-forest, suggest the probability that a xerothermic period has formerly permitted a great extension of this xeric flora. It were desirable to state precisely the age of these laterites.

As well as the african savannas seems to follow now dry forests now denses forests more or less hygrophilous, the *cerrados* of the Brazil seems to have diverses origins. Many of these *cerrados* are probably issued from the degradation of the arborescent vegetation named *cerradão*, while others *cerrados* seems, on the contrary, occupy sites where expatiated originelly a forest more or minder hygrophilous.

RESUMO

Êste trabalho procura recapitular algumas fatos atualmente conhecidos sobre as homologias da vegetação e da flora da Africa e da America tropicais, especialmente do Brasil.

As afinidades floristicas entre a Africa e a America tropicais não excedem geralmente o plano generico. Elas atingem o plano especifico sòmente em alguns casos, particularmente algumas espécies litorais, pantanais e ruderais. Paralelamente às afinidades entre as floras florestais húmidas dos dois continentes, notam-se afinidades entre as suas floras sêcas (*Cochlospermum*, *Annona*, *Ziziphus*, *Andira*, etc.).

Alem das homologias dos tipos de vegetação tomam lugar profundas semelhanças no seu dinamismo e suas formas de degradação.

As clareiras de *cerrados* da floresta amazônica, comparaveis pela sua flora aos *cerrados* doutras regiões, das quais a barreira florestal as separa, poderiam, ao menos em certos casos, ter sido colonizadas a partir de estações de refugio (morros pedrosos), onde teriam sobrevivido especies xéromorfas, das quais se pode supor que tivessem tido, sob um climato diferente, uma extensão muito maior, facilitando as migrações de especies. A presença de pedaços de canga ferruginosa, em planaltos na area da floresta amazônica, é um argumento para pensar que tivesse podido existir outrora uma época xerotérmica tendo permitido uma tal extensão da flora sêca. Seria util poder-se datar estas cangas com precisão.

Da mesma maneira que as savanas da Africa tropical podem ter substituido quer florestas sêcas quer florestas densas mais higrofilas, os *cerrados* brasileiros parecem ter tido origens diversas. Muitos deles são provàvelmente formas de degradação dos *cerradões*, outros parecem ao contrario ocupar lugares onde existia primitivamente uma floresta mais ou menos densa.

Source : MNHN, Paris

BIBLIOGRAPHIE

Aubréville (A.). — Brésil aride (Paris, 1957).

Aubert de la Rue (E.). — Sur l'origine naturelle probable de quelques savanes de la Guyane française et de l'Amazonie brésilienne (*C. R. Soc. Biogéogr.*, 1958, n°s 305-307, pp. 50-53).

Aubréville (A.). — La forêt coloniale (*Ann. Ac. Sc. col.*, IX, Paris, 1938).

Aubréville (A.). — Forêts reliques en Afrique occidentale française (*Rev. Bot. Appl.*, 1939, 215, p. 479).

Aubréville (A.). — Contribution à la paléohistoire des forêts de l'Afrique tropicale (Paris, 1949).

Aubréville (A.). — Flore forestière soudano-guinéenne (Paris, 1949).

Aubréville (A.). — Climats, forêts et désertification de l'Afrique tropicale (Paris, 1949).

Aubréville (A.). — La disjonction africaine dans la flore forestière tropicale (*C. R. Soc. Biogéogr.*, 1955, 278-280, pp. 12-49).

Aubréville (A.). — Essai de classification et de nomenclature des formations forestières africaines avec extension du système proposé à toutes les formations du monde tropical (*Rapp. Réunion Phyt. Yangambi, Yangambi*, 1956, ronéo, CCTA-CSA, 1956, pp. 247-288).

Aubréville (A.). — Les forêts du Brésil. Etude phytogéographique et forestière (*Bois et forêts des Tropiques*, 1958, n°s 59-60).

Aubréville (A.). — Etude comparée de la famille des Légumineuses dans la flore de la forêt équatoriale africaine et dans la flore de la forêt amazonienne (*C. R. Soc. Biogéogr.*, 1959, n°s 314-316, pp. 13-57).

Axelrod (D. I.). — Variables affecting the probabilities of dispersal in geologic time (*Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 1952, 99, pp. 177-188).

Berry (E. W.). — Tertiary Plants from Brazil (*Amer. Phil. Soc.*, Philadelphie, 1935, LXXV, n° 7, pp. 568-569).

Berry (E. W.). — Tertiary Flora from the Rio Pichileufu, Argentine (*Geol. Soc. Amer.*, Special Paper n° 12, 1938).

Beurlen (K.) et Sommer (F. W.). — Restos vegetais fosseis e tectônica da bacia calcarea de Itaborai, Estado de Rio de Janeiro (*Min. Agric., Div. Geol. Miner.*, 119, 1951).

Black (G. A.), Dobzhansky (T.) et Pavan (C.). — Some attempts to estimate species diversity and population density of trees in Amazonian forests (*Bot. Gaz.*, 1950, 111, 4, pp. 413-425).

Bouillenne (R.). — Un voyage botanique dans le Bas-Amazone (*Une mission biol. belge au Brésil*, II, Bruxelles, 1930, pp. 13-185).

Bigbeau (E.). — Paléobotanique africaine. Evolution des flores disparues de l'Afrique Nord-Equatoriale (*Bull. Sc. Cons. Trav. Hist. et Sc.*, 1958, 60p.).

Branner (J. C.). — Aggraded limestone plains of the interior of Bahia and the climatic changes suggested by them (*Bull. Geol. Soc. Amer.*, 1911, 22, pp. 187-206).

Source : MNHN, Paris

Bruneau de Miré (Ph.). — Présence de la bruyère *Erica arborea* au Tibesti (*C. R. Soc. Biogéogr.*, 1959).

Cabrera (A.). — Rapport sur l'écologie végétale des régions arides et semi-arides de l'Amérique latine (ronéo, UNESCO, 1953).

Caillleux (A.) et Taissat (J.). — Zones phytogéographiques et morphoclimatiques au Quaternaire, au Brésil (*C. R. Soc. Biogéogr.*, 1957, nos 293-295, pp. 1-11).

Cain (S. A.), Oliveira Castro (G. M. de), Mendes Pires (J.) et Thomas da Silva (N.). — Application of some phytosociological techniques in brazilian rain-forest (*Amer. Journ. Bot.*, 1956, 13, n° 10, pp. 911-941).

Chevalier (A.). — L'origine botanique et les migrations des bruyères (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, 1923, LXX, pp. 855-870).

Chevalier (A.). — Époques auxquelles des plantes cultivées et de mauvaises herbes pantropiques se sont répandues dans les pays chauds de l'ensemble du globe (*Rev. Bot. Appl.*, 1925, 5, pp. 113-118).

Chevalier (A.). — Sur l'origine des campos brésiliens et sur le rôle des *Imperata* dans la substitution des savanes aux forêts tropicales (*C. R. Ac. Sc.*, 1928, 187, pp. 997-999).

Chevalier (A.). — Un voyage scientifique au Brésil (*Rev. Bot. Appl.*, 1928-8, pp. 1-32).

Chevalier (A.). — Le rôle de l'Homme dans la dispersion des plantes tropicales. Échanges d'espèces entre l'Afrique tropicale et l'Amérique du Sud (*Rev. Bot. Appl.*, 11, 1931, pp. 633-651).

Chevalier (A.). — Analogies et dissemblances entre les flores tropicales de l'Ancien et du Nouveau Monde (*C. R. Congr. Intern. Géogr.*, Paris, 1931, II, 1933, pp. 839-850).

Chevalier (A.). — Arbres à kapok et Fromagers (*Rev. Bot. Appl.*, 17, 1937).

Chevalier (A.). — Liaisons floristiques entre l'Afrique tropicale et l'Amérique équinoxiale (*Rev. Bot. Appl.*, 18, 1938).

Chevalier (A.). — L'origine de la forêt de la Côte d'Ivoire (*C. R. Soc. Biogéogr.*, 1948, 212-214, pp. 39-40).

Christ (H.). — La flore dite canarienne africaine (*Arch. Sc. phys. et nat.*, Genève, 1892, 3e période, XXVIII, pp. 1-18 et 359-371).

Cole (M. M.). — A savana brasileira (*Boletim carioca de Geografia*, Rio de Janeiro, 1958, XI, 1-2, pp. 15-52).

Dansereau (P.). — Ecological problems of South Eastern Brazil (*The Scient. Monthly*, LXXI, n° 2, août 1950, pp. 71-81).

Dekeyser (P. L.) et Villiers (A.). — Essai sur le peuplement zoologique terrestre de l'Ouest africain (*Bull. Inst. Fr. Afr. Noire*, XVI, série A, sc. nat., 3, 1954, pp. 957-970).

Denis (P.). — Amérique du Sud (in P. Vidal de la Blache et L. Gallois, *Géogr. univ.*, XV, 1, 1927).

Dolianiti (E.). — A paleobotânica no Brasil (*Minist. Agric., Dep. Geol. e Miner.*, Boletim n° 123, 1948).

Duarte (L.). — Melastomataceae fósseis da bacia terciaria de Fonseca, Minas Gerais (*Ibid.*, Boletim n° 161, 1956).

Duarte (L.). — Ammoniaceae fósseis da bacia terciária de Fonseca, Minas Gerais (*Ibid., Boletim* n° 178, 1958).

Ducke (A.). — Voyage aux campos de l'Arizamba (*Bull. Soc. Géogr.*, Paris, 1907, 19).

Ducke (A.). — As Leguminosas da Amazônia brasileira (*Boletim technico Inst. Agron. Norte*, n° 18, 1949, 248 p.).

Source : MNHN, Paris

DUCKE (A.) et BLACK (G. A.). — Phytogeographical notes on the Brazilian Amazon (*An. Ac. Brasil Ci.*, 1953, n° 1, XXV, pp. 1-16).

DUCKE (A.) et BLACK (G. A.). — Notas sôbre a fitogeografia da Amazônia brasileira (*Bol. Téc. Inst. Agr. Norte*, n° 29, 1953, 62 p.).

DU TOIT (A. L.). — A geological comparison of S. America with S. Africa (*Carnegie Inst. Publ.*, 381, 1927).

ENGELHARDT (M.). — Tertiäre Pflanzenreste aus dem Fajûm (*Beitr. z. Paläont. und Geol. Osterr. Ungarn und des Orients*, XX, 1907, pp. 206-216).

ENGLER (A.). — Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt, insbesondere der Florengebiet seit der Tertiärperiode (Leipzig, 1879-1882).

ENGLER (A.). — Pflanzenwelt Afrikas, III, 2, 1921.

FAISSOL (S.). — O Mato Grosso de Goias (*Bibl. geogr. Brasil.*, Sér. A, Publ. n° 9, 1952, 140 p.).

FERRI (M. G.). — Transpiração de plantas permanentes dos « cerrados » (*Univ. São Paulo, Fac. Fil., Ciências e Letras*, Boletim XLI, pp. 155-224).

FERRI (M. G.). — Balanço de água de plantas da caatinga (*IV° Congr. Nac. Soc. Bot. Brasil*, Recife, 1953, pp. 311-332).

FERRI (M. G.). — Contribuição ao conhecimento da Ecologia do cerrado e da caatinga (*Univ. São Paulo, Fac. Fil., Ciências e Letras, Boletim* n° 12, 1955, pp. 6-170).

FERRI (M. G.). — Ecological information on the « Rio Negro caatinga » (Amazon) (IX° Congr. Internat. Bot., Montréal, 1959).

FERRI (M. G.) et LABOURIAU (L. G.). — Water balance of plants from the « caatinga » (*Rev. Brasil. Biol.*, 1952, 12, pp. 301-312 et 1953, 13, pp. 237-244).

FURON (R.). — Les relations géologiques de l'Afrique et de l'Amérique du Sud (dérive des continents et ponts continentaux) (*Archives du Muséum Nat. Hist. Nat.*, 1935, XII, pp. 211-215).

FURON (R.). — Notes de paléoclimatologie africaine (*C. R. Soc. Biogéogr.*, 1948, 25, n° 241, pp. 10-15).

FURON (R.). — In : *C. R. Soc. Biogéogr.*, 1948, 215, pp. 61-62.

FURON (R.). — Introduction à l'étude paléogéographique de l'Amérique du Sud (*C. R. Soc. Biogéogr.*, 1951, n°s 272-274, pp. 46-48).

FURON (R.). — Causes de la répartition des êtres vivants, Paléogéographie, Biogéographie dynamique (Paris, 1958).

FURON (R.). — Paléogéographie (2° édition, 1959).

GAUSSEN (H.). — Géographie des plantes (Paris, 1933 et 1954).

GESSNER (F.). — Igapo (*Orion, Zeitschr. f. Natur u. Technik*, 1958, 8, pp. 603-611).

GOMES (P.). — Contribuição ao estudo da ecologia nordestina (*Min. Agric., Serv. Inform. Agric.*, Rio de Janeiro, 1941).

GOOD (R.). — The geography of flowering Plants (1947).

GOUROU (P.). — Observações geograficas na Amazônia (*Rev. Bras. Geogr.*, XI, n° 3, pp. 355-408, XII, n° 2, pp. 171-250).

GUERRA (A. T.). — Formação de lateritos sob a floresta equatorial Amazônica (*Rev. Brasil. Geogr.*, 1952, XIV, pp. 407-426).

GUERRA (A. T.). — Estudo geográfico do Território do Amapa (*Biblioteca geográfica Brasileira*, Publ. n° 10, Sér. A, 1954).

GUERRA (A. T.). — Estudo geográfico do Território do Acre (*Ibid.*, n° 11, 1955).

GUERRA (A. T.). — Occorrência de lateritos na bacia do Alto Purus (*Rev. Brasil. Geogr.*, 1955, XVII, 1, pp. 107-111).

Source : MNHN, Paris

Guimarães (A. T.). — Aspectos geográficos do Território do Rio Branco (*Rev. Brasil. Geogr.*, 1956, XVIII, 1, pp. 117-128).

Guimarães (A. T.). — Estudo geográfico do Território do Rio Branco (*Bibl. Geogr. Bras.*, nº 13, 1957).

Hoehne (F. C.). — Observações ao estudo da flora e physionomia do Brasil (São Paulo, 1926).

Hoehne (F. C.). — Campos de Jordão, seu clima e sua physionomia (*Museu Paulista*).

Hoffstetter (R.). — Le peuplement mammalien et les connexions continentales de l'Amérique du Sud au Tertiaire (*C. R. Soc. Biogeogr.*, 1954, pp. 70-73).

Huber (J.). — Sur les *campos* de l'Amazone inférieur (*C. R. Congrès Intern. Bot.*, Paris, 1900).

Huber (J.). — Zur Entstehungsgeschichte der Brasilischen *Campos* (*Petermanns Geogr. Mitteil.*, 1902).

Hueck (K.). — Distribuição e habitat natural do Pinheiro do Paraná (*Araucaria angustifolia*) (*Univ. São Paulo, Fac. Fil. Ciências e Letras*, Boletim nº 149, Bot. nº 10, 1953, pp. 1-24).

Humbert (H.). — La destruction d'une flore insulaire par le feu. Principaux aspects de la végétation à Madagascar (*Mém. Acad. malgache*, V, 1927).

Humbert (H.). — Types de végétation primaire et secondaire en Afrique équatoriale (*C. R. Congrès Intern. Géogr.*, Paris, 1931).

Jacques-Félix (H.). — A propos des savanes côtières de l'Ouest africain (*Confér. Afr. Sols, Goma*, 1948 ; *Bull. agric. Congo Belge*, 1949, XL, 1, pp. 732-733).

Jaeger (P.). — Contribution a l'étude des forêts reliques du Soudan occidental (*Bull. Inst. Fr. Afr. Noire*, XVIII, 1956, Série A, 1, pp. 993-1063).

Junqueira Schmidt (J. Carlos). — O clima da Amazônia (*Revista Bras. de Geografia*, 1942, IV, nº 3, pp. 465-500).

Keay (R. W. J.). — Derived savanna. Derived from what ? (*Bull. Inst. Fr. Afrique Noire*, 1959, XXI, série A, nº 2, pp. 427-438).

Kobber (L.). — Zur Frage der Urwaldentwicklung in Amazonien (*Geogr. Zeitschr.*, 1922, 28, pp. 187-190).

Kuhlmann (E.). — Vegetação campestre do Planalto meridional do Brasil (*Rev. Brasil. Geogr.*, XIV, 2, 1953, pp. 181-197).

Lebrun (J.). — La végétation de la plaine alluviale au Sud du Lac Edouard (Exploration du Parc National Albert. Mission J. Lebrun, 1937-1938. *Publ. Inst. Parcs Nat. Congo Belge*. Bruxelles, 1947).

Leclerc (J.-C.), Lamotte (M.) et Richard-Molard (J.). — Niveaux et cycles d'érosion dans le massif du Nimba (Haute-Guinée française) (*C. R. Ac. Sc.*, CCXXVIII, 9 mai 1949, pp. 1510-1512).

Lima (Dardano de A.). — Contribution to the Study of the Flora of Pernambuco, Brazil (*Univ. Pernamb.*, Monografia I, 1954, 151 p.).

Lima (Dardano de A.). — Estudos fitogeográficos de Pernambuco (*Inst. Pesquisas Agron. Pernamb.*, Nov. Ser., Publ. 2, 1957, 11 p.).

Lönnberg (E.). — The development and distribution of the African fauna in connection with and depending upon climatic changes (*Arkiv for Zoologi*, 1929, 21 A, 1, pp. 1-33).

Luetzelburg (P. von). — Estudo Botânico do Nordeste (*Inspectoria Federal de obras contra as secças*, Série I, A, Publ. nº 57, Rio de Janeiro).

Maack (R.). — Notas sôbre clima, solos e vegetação do Estado do Paraná (*Boletim Geogr.*, nº 81, p. 1125).

Source : MNHN, Paris

MAGNANINI (A.). — As regiões naturais do Amapá (*Rev. Brasil. Geogr.*, 1953, XIV, n° 3, pp. 243-304).

MANGENOT (G.). — Essai sur les forêts denses de la Côte d'Ivoire (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, 1950, 97, pp. 159-162).

MANGENOT (G.). — Remarques sur l'*hylæa* dans le Monde (*Academia Brasileira de Ciências*, 1958, 30, pp. 83-90).

MANGENOT (G.), MIÈGE (J.) et AUBERT (G.). — Les éléments floristiques de la basse Côte d'Ivoire et leur répartition (*C. R. Soc. Biogéogr.*, 1948, 212-214, pp. 30-31).

MASSART (J.), BOUILLENNE (R.), LEDOUX (P.), BRIEN (P.) et NAVEZ (A.). Une mission biologique belge au Brésil (Bruxelles, 1929-1930).

MAURY (C. J.). — Fosseis cretaceos do Rio Grande do Norte (*Minist. Agr., Div. Geol. Mineral.*, n° 4, V, 1924).

MONOD (Th.). — Sur la présence de graines de *Celtis* dans le Quaternaire de Mauritanie (*Notes africaines*, Dakar, 1943, n° 18, pp. 3-4).

MONOD (Th.). — Notes biogéographiques sur l'Afrique de l'Ouest (*Portugaliae Acta Biologica*, 1947, 2, 3, pp. 208-285).

MONOD (Th.). — Sur les deux bords de l'Atlantique Sud (*Boletim do Inst. Paulista de Oceanografia*, 1950, 1, 2, pp. 29-38).

MONOD (Th.). — A propos des « campos cerrados » (*Bull. Inst. Fr. Afrique Noire*, 1950, XII, n° 3, pp. 811-819).

MONOD (Th.). — Nomenclature des formations végétales dans les régions arides et semi-arides (*Rapp. Réun. Phyt. Yangambi*, 1956, ronéo, CCTA-CSA, pp. 301-319).

MONOD (Th.). — Les grandes divisions chorologiques de l'Afrique (*Cons. Sc. Afr. au Sud du Sahara*, Publ. n° 24, 1957).

MOREAU (R. E.). — Pleistocene climatic changes and the distribution of life in East Africa (*Journ. Ecol.*, 1933, XXI, pp. 415-435).

MORTELMANS (G.). — Préhistoire et Quaternaire du Sud du Bassin du Congo (*Session extr. Soc. Belges Géol.*, 1946 ; Bruxelles, 1947).

NILSSON (E.). — Ancient changes of climate in British East Africa and Abyssinia (*Geografiska Annaler*, 1940, XXII, 1-2, pp. 1-94).

PAULIAN (R.). — Observations écologiques en forêt de basse Côte d'Ivoire (Paris, 1947).

PERRIER DE LA BÂTHIE (H.). — Notes biogéographiques sur quelques plantes ayant contribué au peuplement de Madagascar (*Mém. Inst. Sc. Madag.*, Série B, t. 2, 1948 ; et *Contr. Et. peupl. Mad.*, 1953, pp. 76-95 ; voir pp. 86-87).

PIRES (J. M.), DOBZHANSKY (T.) et BLACK (G. A.). — An estimate of the number of species of trees in an Amazonian forest community (*Bot. Gaz.*, 1953, 115, pp. 467-477).

PLAISANCE (G.). — Les formations végétales et les paysages ruraux. (Paris, 1959).

PORTÈRES (R.). — Etude sur les caféiers spontanés de la Section des *Eucoffea*, Première partie (*Ann. agricoles Afr. occ. fr. et étr.*, 1937, I, 1, pp. 68-91).

RACHID (M.). — Transpiração e sistemas subterrâneos da vegetação de verão dos campos cerrados de Emas (*Univ. São Paulo, Fac. Fil., Ciências e Letras*, Boletim LXXX, Bot. n° 5, 1947, pp. 5-135).

RAWITSCHER (F.). — O problema das savanas brasileiras e das savanas em geral (*Anu. Brasil. Econ. Flor.*, 3, 3, 1950, pp. 32-38).

RAWITSCHER (F.). — Problemas de Fitoecologia com considerações especiais sobre o Brasil meridional (*Univ. São Paulo, Fac. Fil., Ciências e Letras*, Boletim 41, pp. 1-111 et XLI, pp. 7-154).

Source : MNHN, Paris

RAWITSCHER (F.), HUECK (K.), MORELLO (J.) et PATTEN (K. H.). — Algumas observações sôbre a Ecologia da Vegetação das caatingas (*Acad. Bras. Ciências*, 1952, pp. 287-301).

REHD (E. M.) et CHANTRELL (M. E. J.). — The London Clay Flora (*Brit. Mus., Nat. Hist.*, 1933, pp. 118-131).

RIDLEY (H. N.). — The dispersal of Plants throughout the world (1930).

RIZZINI (C. T.). — Flora organensis. Lista preliminar das *Cormophyta* da Serra dos Orgãos (*Arquivos do Jardim Botânico*, Rio de Janeiro, XIII, 1953-1954, pp. 115-211).

ROBYNS (W.). — Considérations sur les aspects biologiques du problème des feux de brousse au Congo Belge et au Ruanda Urundi (*Bull. Inst. Col. Belge*, IX, pp. 383-420).

SAMPAIO (A. J. de). — Fitogeografia do Brasil (*Bibl. Pedag. Brasil*, Sér. 5a, vol. 35, 1945).

SCATTEA (H.). — La notion de cycle dans l'évolution du sol tropical d'après des recherches en Afrique centrale et en Afrique occidentale (*C. R. Ac. Sc.*, 1938).

SCHNELL (R.). — Sur l'origine des savanes de la région des monts Nimba (Guinée Française) (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, 1945, 92, pp. 249-251).

SCHNELL (R.). — Note sur les îlots forestiers reliques de la basse Guinée Française (*C. R. Ac. Sc.*, 1947, 225, pp. 251-253).

SCHNELL (R.). — Quelques faits pour une esquisse biogéographique de la forêt dense ouest-africaine (*C. R. Soc. Biogéogr.*, 1948, 212-214, pp. 31-38).

SCHNELL (R.). — Végétation et flore de la région montagneuse du Nimba (*Mém. Inst. Fr. Afr. Noire*, nº 22, 1952).

SCHUBART (O.). — Pernambuco. Oekologische Skizze eines der brasilianischen Nord-Ost Staaten (*Sitzungsberichte der Ges. Naturforsch. Freunde*, Berlin, 1938, pp. 31-68).

SOARES (L. de CASTRO). — Limites meridionais e orientais da area de ocorrência da floresta amazônica em territorio brasileiro (*Rev. Bras. Geogr.*, XV, 1, 1953, 122 p.).

SPESSENBERGH (K.). — *Rhamnaceae*, in : ENGLER et PRANTL, Nat. Pfl., 20 d, 1953.

TROCHAIN (J.). — Nomenclature et classification des milieux végétaux en Afrique Noire Française (*Les divisions écologiques du monde*, Colloque C.N.R.S., 1951, LIX, pp. 73-90 ; et *L'Année Biol.*, 1955, 31, pp. 317-334).

TROCHAIN (J.). — Note sur la dénomination des milieux végétaux, spécialement en Afrique noire Française (*Rapp. Réun. Phyt. Yangambi*, 1956, ronéo CCTA-CSA, pp. 292-303).

TROCHAIN (J.). — Accord interafricain sur la définition des types de végétation de l'Afrique tropicale (*Bull. Inst. Études Centrafricaines*, nouv. sér., Brazzaville, 1957, nº 13-14, pp. 55-93).

TROLL (C.). — Zur Physiognomonik der Tropengewächse (Jahresbericht der Ges. Freunden u. Förd. d. Rein. Friedr.-Wilh.-Univ. z. Bonn, 1958, 75 p.).

ULE. — Caatinga und Felsvegetationen in Bahia (*Engl. Bot. Jahrb.*, 1908).

URVOY (Y.). — Les bassins du Niger (*Mem. Inst. Fr. Afr. Noire*, 1942).

VELOSO (H. P.). — Considerações gerais sôbre a vegetação do Estado de Mato Grosso (*Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, 1946, 11, IV, pp. 579-603, Rio de Janeiro, 1947).

WAIBEL (L.). — Capitulos de geografia tropical e do Brasil (*Conselho Nac. de Geografia*, Rio de Janeiro, 1958).

Source : MNHN, Paris

INDEX

Acacia, p. 144, 193.
Affinités floristiques, p. 141, 146.
Aires australes, p. 212.
Andira, p. 140, 144, 204, 221.
Anémochores (transports —), p. 206.
Araucaria, p. 172, 196.

Breulides, p. 148.
Broméliacées, p. 146, 206.
Broméliacées (dispersion des —), p. 206.

Caatinga, p. 151, 192, 201, 205.
Cactacées p. 146, 206.
Campinas, p. 173, 174, 179.
Campos, p. 172, 173, 184.
Campos cerrados, p. 153, 173.
Campos (origine des —), p. 173, 185, 188, 200.
Capoeiras, p. 176, 178.
Caryocaracées, p. 208.
Cecropia, p. 140, 151.
Cedrela, p. 141, 143.
Cephaelis, p. 141.
Cerradão, p. 154, 183, 184, 201.
Cerrado, p. 153, 182, 204, 232.
Clairières de la forêt dense humide, p. 169, 172, 176.
Climatiques (variations —), p. 162, 203, 224, 227.
Cochlospermum, p. 204, 207, 209, 220.
Composées, p. 145, 221.
Connexions africano-américaines, p. 205, 212, 217.
Connexions australes, p. 213.
Connexions entre les flores tempérées, p. 214, 215.
Connexions entre les flores tropicales, p. 211, 215.
Cuirasses ferrugineuses, p. 163, 167, 171, 225, 228.

Entada, p. 141.

Faunes, p. 138, 148.
Flores fossiles, p. 216, 222.
Flores humides, p. 201, 217, 221.
Flores sèches, p. 201, 207, 217, 219, 232.
Flores (variations des —), p. 162.

Forêt équatoriale, p. 156.
Forêt tropicale, p. 155.
Forêt dense humide (variations de la —), p. 162, 217, 218, 222

Gyrocarpus, p. 144, 207.

Homologies, p. 140, 150, 151, 232.

Igapo (forêt d'—), p. 156, 167.

Littorales (espèces —), p. 143.

Magnoliacées, p. 148, 215.
Marécages (espèces des —), p. 142, 147.
Mélastomacées, p. 147.
Musanga, p. 141, 151.

Nothofagus, p. 149, 213.

Oiseaux (transport par les —), p. 142, 147, 207.

Palmiers, p. 145.
Paullinia, p. 144.
Pitcairnia, p. 146.
Poissons, p. 148.
Ponts intercontinentaux, p. 217.
Protéacées, p. 150, 211.
Ptéridophytes, p. 144, 158, 206.

Quercus, p. 149.

Rhipsalis, p. 143, 146.
Rudérales, p. 142.

Savanes, p. 169, 180, 181, 184, 186.
Serras côtières, p. 155, 197.
Steppes tropicales, p. 186.
Symphonia, p. 143, 147, 156.

Terra firme (forêt de —), p. 156, 167.

Varzea (forêt de —), p. 156.
Vicariants, p. 154, 191, 205, 232.
Vochysiacées, p. 141, 206, 224.

Ziziphus, p. 150, 205, 210.
Zoochores (transports —), p. 142, 207.

Achevé d'imprimer le 15 Mars 1961.

Printed in France. *Le Directeur-Gérant :* Prof. E. Séguy.

Pierre André, imp., 244 boulevard Raspail, Paris 14.
Dépôt légal : 1er trimestre 1961.

Source : MNHN, Paris

HOMOLOGIES PHYTOGÉOGRAPHIQUES

PLANCHES

Source : MNHN, Paris

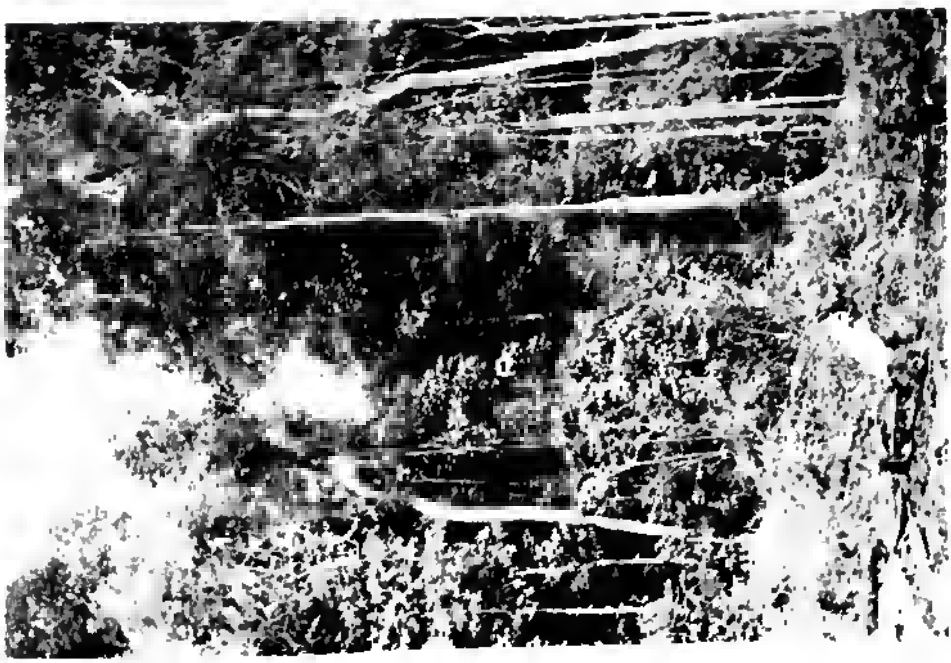
PLANCHE I

A. — Lisière de la forêt de *terra firme* intacte, le long de la nouvelle route Belém-Brasilia, en cours de construction (1958), au Sud du Rio Guama (basse Amazonie).

B. — Autre aspect de la forêt intacte, entaillée par la nouvelle route, dans la même région.

Source : MNHN, Paris

B



A

BIBL. DU MUSEUM D'HIST NATUR

HOMOLOGIES PHYTOGÉOGRAPHIQUES

Source : MNHN, Paris

Planche II

Forêt marécageuse (forêt d'*igapo*) en basse Amazonie, dans la région de Belém. A gauche : *Socratea exorrhiza* Wendl. (*Iriartea exorrhiza* Mart.), palmier à racines-échasses. Sur ce palmier et sur le tronc de l'arbre du fond : nombreux *Carludovica* (Cyclanthacées) épiphytes. Sur le sol : nombreuses Fougères.

Source : MNHN, Paris

HOMOLOGIES PHYTOGÉOGRAPHIQUES

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NAT.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE III

Forêt basse inondable, en partie éclaircie par les abatages d'arbres, sur les rives sableuses du Rio Negro, près de Manaus.

Source : MNHN, Paris

HOMOLOGIES PHYTOGÉOGRAPHIQUES

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

Planche IV

La forêt dense d'Amazonie, vue d'avion, entre Santarem et Manaus. On remarque au fond, à droite, des enclaves de forêt secondaire et de *capoeiras* (fourrés secondaires) sur l'emplacement d'anciens défrichements culturaux.

Source : MNHN, Paris

HOMOLOGIES PHYTOGÉOGRAPHIQUES

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

Planche V

Forêt dense d'Amazonie, dans la région de Santarem. Vue prise à basse altitude. On remarque d'assez nombreux arbres dépourvus de feuillage.

Source : MNHN, Paris

HOMOLOGIES PHYTOGÉOGRAPHIQUES

Source : MNHN, Paris

Planche VI

Forêt amazonienne et défrichements, entre Santarem et Manaus. A l'horizon : le fleuve. Dans les défrichements : incendies.

Source : MNHN, Paris

HOMOLOGIES PHYTOGÉOGRAPHIQUES

Source : MNHN, Paris

Planche VII

Mosaïque de forêt dense et de défrichements plus ou moins anciens, entre Santarem et Manaus. La frange de sable clair bordant les bras du fleuve témoigne du niveau très bas des eaux en cette saison (octobre 1958).

Source : MNHN, Paris

HOMOLOGIES PHYTOGÉOGRAPHIQUES

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

Planche VIII

Vue aérienne à haute altitude, entre Santarem et Manaus. Forêts et *campos* inondables.

Source : MNHN, Paris

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NAT.

HOMOLOGIES PHYTOGÉOGRAPHIQUES

Source : MNHN, Paris

Planche IX

Clairière de *cerrado* sur sable blanc, en forêt amazonienne, près de Santarem. Au premier plan, on voit un défrichement récent, envahi par la végétation secondaire basse et touffue des *capoeiras*. Toutes ces formations se trouvent au même niveau, et séparées par des limites bien tranchées. Vue prise d'avion.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

HOMOLOGIES PHYTOGÉOGRAPHIQUES

Planche X

Forêt et clairière de *cerrado*, près de Santarem. Vue prise du sommet d'une colline pierreuse où vit une végétation arborescente basse et xérique. Au premier plan, sur la pente : petits arbres xéromorphes (*Salvertia convallariodora*, etc.). A l'horizon : le Rio Tapajoz.

Source : MNHN, Paris

HOMOLOGIES PHYTOGÉOGRAPHIQUES

Source : MNHN, Paris

Planche XI

Un *campo cerrado* aux abords de Santarem (Amazonie). Vue prise à très basse altitude. Au fond : le fleuve.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

HOMOLOGIES PHYTOGÉOGRAPHIQUES

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NAT.

Planche XII

A. — Forêt basse sèche, près de Santarem. Vue prise d'un *cerrado*, qui en paraît issu par dégradation. A gauche : une haute termitière, très caractéristique de ces paysages xériques.

B. — *Cerrado* sur la pente d'une colline pierreuse, près de Santarem, à proximité du site précédent. A gauche : un grand *Salvertia convallariodora* (Vochysiacée), à l'écorce épaisse et crevassée. Au second plan : forêt basse sèche.

Source : MNHN, Paris

B

A

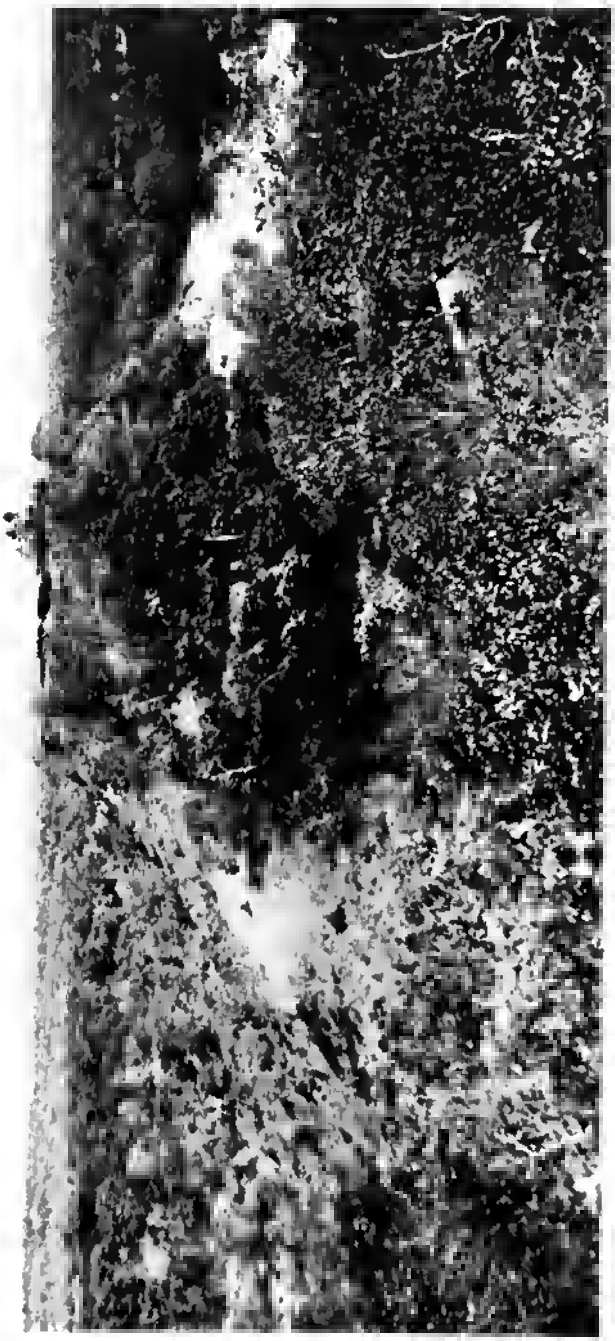
HOMOLOGIES PHYTOGÉOGRAPHIQUES

Source : MNHN, Paris

Planche XIII

Cerrados et colline couverte d'une forêt sèche basse, près de Santarem. La flore xéromorphe de ces forêts basses est très différente de celle de la forêt dense voisine. Sur certaines de ces collines subsistent des lambeaux ou des fragments de cuirasse ferrugineuse ancienne. A l'horizon : le fleuve.

Source : MNHN, Paris



HOMOLOGIES PHYTOGÉOGRAPHIQUES

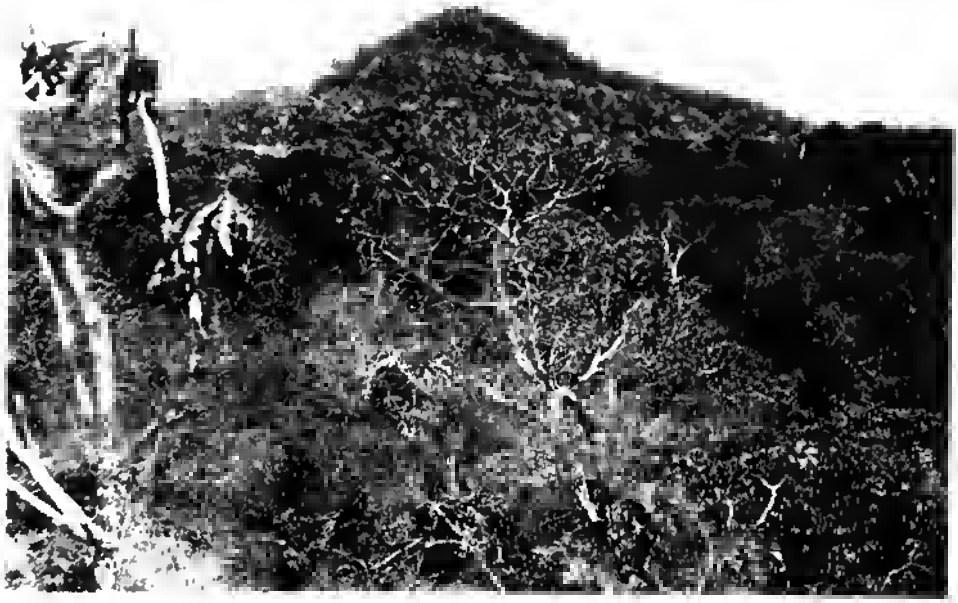
Source : MNHN, Paris

Planche XIV

A. — Colline couverte de forêt basse sèche, près de Santarem (Amazonie, Etat de Para). Au premier plan : petits arbres xéromorphes, à écorce épaisse.

B. — Un *cerrado* de la région d'Emas, près de Pirassununga (Etat de São Paulo, dans le Sud du Brésil). Ce *cerrado*, qui rappelle profondément certaines savanes arborées d'Afrique, subit chaque année le passage des feux.

Source : MNHN, Paris



A

B

HOMOLOGIES PHYTOGÉOGRAPHIQUES

Source : MNHN, Paris

Planche XV

A. — Arbre à écorce très épaisse et fissurée (*Sweetia dasycarpa*, Légumineuses), dans les *cerrados* de la région d'Emas (Etat de São Paulo). Sur le tronc : assez nombreux Lichens (*Parmelia*).

B. — *Cerrado* de la région d'Emas (Etat de São Paulo). Photographie prise dans la parcelle protégée des feux depuis une quinzaine d'années. On remarque l'écorce épaisse et fissurée des arbres, et leur port tortueux.

Source : MNHN, Paris

DU
MUSEUM
D'HIST.

A

B

HOMOLOGIES PHYTOGÉOGRAPHIQUES

Source : MNHN, Paris

Planche XVI

A. — Forêt tropicale de la fazenda Baguassu, près des *cerrados* d'Emas (figurés sur la planche précédente) (État de São Paulo).

B. — Autre aspect de la forêt de Baguassu, à proximité des *cerrados* d'Emas. Les lianes (Sapindacées, Bignoniacées...) y sont nombreuses. Les arbres ont un port typique d'arbres de forêt dense : fût haut et droit, contreforts. Ce lambeau de forêt haute, proche des *cerrados*, pourrait être un vestige de la végétation primitive. Cette forêt se distingue de celles des serras côtières par ses épiphytes beaucoup moins nombreux, et, semble-t-il, par une stabilité considérablement moindre. Elle vit sous un climat moins humide que ces dernières.

Source : MNHN, Paris

B

A

HOMOLOGIES PHYTOGÉOGRAPHIQUES

Source : MNHN, Paris

Planche XVII

A. — *Cerradão* sur le plateau sommital de la Serra de Araripe (Nord-Est du Brésil), vers 1 000 mètres d'altitude. Le peuplement arborescent y est considérablement plus dense que dans les *cerrados*. On remarque le port tortueux des arbres, qui sont de faible hauteur. Cette végétation de la Serra de Araripe s'oppose aux *caatingas* qui vivent dans les plaines voisines plus arides.

B. — Grand *Parkia* (Mimosée) dans ce même *cerradão* du sommet de la Serra de Araripe. Il est possible qu'avant l'intervention de l'homme des arbres de cette taille aient été nombreux dans ce *cerradão*.

Source : MNHN, Paris

A

B

HOMOLOGIES PHYTOGÉOGRAPHIQUES

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

Planche XVIII

A. — *Caatinga* près de Caruaru (Nord-Est du Brésil). Dans cette forme arborescente basse et arbustive de la *caatinga*, les Cactacées (*Cereus* s. l.) sont abondantes.

B. — *Caatinga* à arbres espacés, et sans Cactacées, près de Salgueiro (Nord-Est du Brésil). Ce paysage rappelle certaines formations à épineux des régions arides de l'Afrique.

Source : MNHN, Paris

A

B

HOMOLOGIES PHYTOGÉOGRAPHIQUES

Source : MNHN, Paris

PLANCHE XIX

Caatinga riche en Cactacées *(Cephalocereus gounellei)* et en Broméliacées, dans la région d'Arcoverde (Nord-Est du Brésil).

Source : MNHN, Paris

HOMOLOGIES PHYTOGÉOGRAPHIQUES

Source : MNHN, Paris

Planche XX

Caatinga arbustive près de Lavras (Nord-Est du Brésil). Dans cette région très aride, la végétation se cantonne presque exclusivement dans les thalwegs et les dépressions, constituant des sortes de galeries forestières xériques.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

HOMOLOGIES PHYTOGÉOGRAPHIQUES

BIBL. DU MUSÉUM D'HIST. NATUR.

Planche XXI

La route dans le *sertão*. Des deux côtés s'étend une *caatinga* basse et défeuillée. On remarquera que, malgré la grande aridité de la région, le ciel est chargé de nuages.

Source : MNHN, Paris

HOMOLOGIES PHYTOGÉOGRAPHIQUES

Source : MNHN, Paris

Planche XXII

Forêt d'*Araucaria angustifolia* près de Campos de Jordão (Sud du Brésil), vers 1 700 mètres d'altitude. Les grands *Araucaria* dominent une strate moyenne de *Podocarpus*. La forêt, presque partout, est localisée dans les vallées et sur les pentes inférieures ; dans le fond, les *campos* (formations graminéennes basses), qui occupent couramment, dans cette région, les pentes supérieures et les crêtes. Cette disposition de la végétation rappelle celle que l'on retrouve dans de nombreuses montagnes tropicales. On voit, sur les branches supérieures, de nombreuses Usnées épiphytes.

Source : MNHN, Paris

HOMOLOGIES PHYTOGÉOGRAPHIQUES

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris